Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen

(Teildruck)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Ernst Willy Schmidt

aus Hannover

Marburg 1917

Z XI

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556035_0064

Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen

(Teildruck)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Ernst Willy Schmidt

aus Hannover

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Marburg 1917

Angenommen von der philosophischen Fakultät am 10. Oktober 1913.

Berichterstatter: Geheimrat Prof. Dr. **A. Meyer.**

Die Dissertation erscheint vollständig mit 42 Textfiguren und einer Tafel im Verlage von Gustav Fischer in Jena.

III. Querwand und Längswand mit ihren Plasmabrücken.

a) Die Querwand.

Bau und Entwicklung der Querwand (Siebplatte)[1]) ist sehr häufig und eingehend studiert worden. Entsprechend den Schwierigkeiten, welche die Untersuchung bietet und wegen der Eigenart des Objektes stehen aber immer noch verschiedene Fragen zur Diskussion, nämlich in welcher Art die Kallose sich auf die Querwand ablagert und wessen Ursprungs sie ist. Ferner ist die Plasmodesmenfrage noch strittig.

Die erste Frage nach der Art der Kalloseablagerung hängt eng mit der Entwicklungsgeschichte der Querwand zusammen, und wir werden sie deshalb bei der sogleich folgenden Beschreibung dieser behandeln. Die zweite Frage bezieht sich auf die Chemie der Kallose als solcher, sie soll daher bei der Besprechung dieser eigenartigen Substanz mit berücksichtigt werden. Die Diskussion schließlich der dritten strittigen Frage, der Frage nach der Morphe der Plasmodesmen, werden wir im Anschluß der Besprechung der Querwand vornehmen.

Die Entwicklung der Siebröhrenwand verläuft nach Fischer (1886, 19) folgendermaßen: „An der jungen Querwand der zukünftigen Siebplatte läßt sich, wie Russow gezeigt hat, schon vor dem Auftreten des Kallus eine seichte Tüpfelung in glücklichen Präparaten erkennen. Aber diese primären Tüpfel sind noch nicht die sogenannten Siebtüpfel, aus welchen später die Sieblöcher werden, sondern sie sind klein und außerordentlich seicht. Die Membran ist schwach wellenförmig hin und her gebogen, der Unterschied in der Dicke zwischen der dünneren und dickeren Wand ist nur am Rande der Platte deutlich, nach der Mitte derselben aber weniger leicht zu erkennen. Solche kallusfreien, seicht getüpfelten Querwände kommen selten zur Beobachtung, dieses

1) Die Bezeichnung „Siebplatte“ ist von Hanstein (l. c. 23) eingeführt worden. „Siebplatte“ ist aber nichts anderes als Querwand der Siebröhre.

Stadium scheint schnell vorüberzugehen. Es beginnt nun die Bildung des Kallus bei gleichzeitiger Vergrößerung der Tüpfel, welche nach und nach zu den Siebtüpfeln sich verbreitern und vertiefen. Der Kallus tritt zunächst nur in den Tüpfelgrübchen auf, erfüllt dieselben, wie Russow gezeigt hat, in Form flacher Plättchen, oder seichter Schüsselchen von rundlich eckigem Umriß. Der Kallus setzt sich von seinem ersten Auftreten an sehr scharf gegen die Zellulose ab, eine Tatsache, welche Russow bereits hervorgehoben hat.“ Diese Darstellung der Siebröhrenquerwandentstehung wird durch neuere Arbeiten bestätigt und erweitert. So bemerkt Hill (1908, 270), daß er ganz junge Stadien von Querwänden zu Gesicht bekommen hätte, die, ohne eine Spur von der Kallosebildung, doch schon entsprechend der flachen Tüpfel eine ausgesprochene netzartige Struktur in der Oberflächenansicht zeigten. Seine Objekte waren Wistaria, Vitis und Cucurbita.

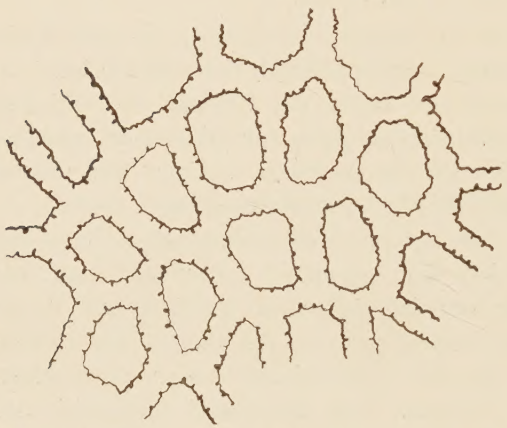

Fig. 8. Cucurbita Pepo. Teil einer ganzen Siebröhrenquerwand. Das Maschenwerk der Folgelamellen ist fein gekerbt. (Eau de Javelle, Zinnchlorür, Goldchlorid. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 12.)

In meinen Präparaten fand ich nach entsprechender Vorbehandlung und Färbung (Eau de Javelle, Goldchlorid usw.) ganz junge Siebröhren — die betreffenden Siebröhren stecken noch zur Hälfte im Kambium — deren Querwände eine höchst charakteristische Struktur an ihrem „Maschenwerk“ aufwiesen. Das später ganzrandig glatte Balkenwerk der Folgelamellen ist in diesen Stadien deutlich gekerbt (Fig. 8).

Strasburger vertrat seinerzeit (1901, 527) die Ansicht, daß die Siebtüpfel von Wistaria einfach seien, d. h., daß sie einem Siebtüpfel der Koniferen entsprächen. „Die Schließhaut“ — so führt er weiter aus — „ist gleich nach ihrer Anlage durch lokale Verdickung mit einem Gitterwerk bedeckt, das zunächst ebensowenig wie die übrige Schließhaut Anilinblau aufnimmt. Hierauf beginnt die Ablagerung der mit Anilinblau sich färbenden Substanz.“ Die Hillschen Arbeiten haben aber, was auch Strasburger später anerkannte, gezeigt, (Bot. Ztg.,

1902, 60, II. Abt., 48), daß die Entwicklungsgeschichte der Siebtüpfel bei Angiospermen und Gymnospermen im Prinzip gleich ist und daß demzufolge auch bei Wistaria die Siebröhrenquerwand entsprechend dem Bau bei den Gymnospermen mit einer ganzen Reihe von Tüpfeln versehen ist und nicht nur aus einer einzigen Tüpfelschließhaut besteht, die ihrerseits eine netzartige Struktur aufgelagert erhalten hat.

Es bestehen keine prinzipiellen Unterschiede zwischen einer jungen Siebröhrenquerwand und einer gewöhnlichen Parenchymzellquerwand. Die Tüpfel und die Schließhäute sind nur vielfach größer und die Tüpfel sind regelmäßiger angeordnet und stehen dicht beieinander, infolgedessen erscheinen die Folgelamellen auf der Querwand balkenförmig angeordnet. Erst die weitere Entwicklung bringt Abweichungen sekundärer Natur, wie wir später sehen werden. Die „Siebplatte“ ist also deshalb ihrer Anlage nach nichts anderes als eine normale Querwand. Wilhelm ließ die erste Entwicklung der Siebröhrenquerwand anders vor sich gehen (l. c. 40). Die ursprüngliche junge Querwand ist nicht getüpfelt, vielmehr entstehen erst auf der homogenen Membran „kleine rundlich umschriebene Stellen (Taf. III, Fig. 31), deren Durchmesser hinter denjenigen der Zwischenräume weit zurücksteht. Dieses Verhältnis verkehrt sich allmählich in sein Gegenteil. Bei fortgeschrittener Entwicklung (Taf. III, Fig. 28 *a*) sieht man die Kallustüpfel bedeutend verbreitert, von polygonalem Umriß und den Zelluloseanteil des Porenfeldes auf schmale Zwischenstufen reduziert“ (Vitis vinifera). Die Entwicklung der Siebröhrenquerwand von Cucurbita findet wie Vitis statt. Im jugendlichen Zustande, lange vor dem Auftreten wirklicher Poren, erblickt man auf den Querwänden rundliche Fleckchen von abweichendem Lichtbrechungsvermögen, welche sich bei genauer Untersuchung als kallös erwiesen (Taf. XIX, Fig. 120). Wie bei Vitis vergrößerten sich auch hier die Kallusflecken allmählich, so daß die sie trennenden Zwischenstellen immer schmäler wurden (Taf. XIX, Fig. 118, 121). Die kallösen Stellen erscheinen zunächst nicht dicker, als die übrige Siebröhrenwand (Taf. XVIII, Fig. 93, 98, 100—102). Die Siebporen entstehen nach Wilhelm nachträglich in den kallös gewordenen Wandstellen (l. c. 41). Eine ähnliche Vorstellung wie Wilhelm hat wohl Lecomte, wenn er angibt, daß die den späteren Siebporen entsprechenden Stellen nicht von Zellulosecharakter sind, weil sie sich mit Anilinblau intensiver färben, als die übrigen Membranteile (l. c. 248; vgl. auch die Figuren 21, 12). Lecomte scheint hier ein Stadium kurz vor dem ersten Auflagern der Kallose vorgelegen zu haben.

Die Art und Weise des Zustandekommens der kallösen Schicht ist

noch strittig. Lecomte (l. c. 201) führt an, daß die Kallose auf dem Zellulosenetzwerk abgelagert wird und erst später auch in die Poren fließt und so zu einer zusammenhängenden Masse wird. Dieser Ansicht hat sich Srasburger (1901, 531) angeschlossen. Wilhelm (l. c. 36) hatte die Frage offen gelassen, „ob das Zustandekommen des Kallusgerüstes allein auf das Wachstum der in den Siebporen vorhandenen Kallusanteile beruhe, indem diese aus jenen hervorquellen und zu kontinuierlichen Plattenflächen sich vereinigen und auf beiden Plattenflächen sich zu kontinuierlichen Belegen vereinigen". Die Verschiedenheit in der Vorstellung über die Ablagerungsart der Kalloseschicht findet ihre Begründung in den voneinander abweichenden Anschauungen der Autoren über die Herkunft der Kallose. Diejenigen Forscher, die der Ansicht sind, daß die Kallose vom Protoplasma ausgeschieden wird, vertreten die Meinung, daß die kallöse Masse auf die Siebplatte nnd zwar zunächst in die Siebtüpfel (in die Maschen des Zellulosenetzwerkes) und erst später auf die Zellulosebalken des Netzwerkes abgelagert wird; so Hanstein (l. c. 26), Russow (l. c. 307), Fischer (l. c. 41). Strasburger allerdings, der ebenfalls von der ergastischen Natur der Kallose überzeugt ist, läßt dies jedoch zuerst sich auf dem Zellulosenetzwerk ablagern (1901, 258): „Es wird an beiden Seiten der Siebplatte mit Anilinblau färbbare Kallussubstanz weiter abgelagert, wobei diese Ablagerung in den Siebfeldern nur schwach bleibt, hingegen besonders zur Erhöhung des Gitterwerkes verwendet wird."

Eine Sonderstellung, die teilweise der Lecomteschen Meinung sich anschließt, nimmt Hill ein (1908, 278). Er ist der Ansicht, daß, nachdem sich die obere Partie der Tüpfelschließhäute in eine dünne Kallosehaut verwandelt hat, dieser feinen Kalloseschicht dann später vom Protoplasma aus weitere Kallosemassen aufgelagert werden.

Zur Widerlegung der Hypothese von der Umwandlung der Zellulose in Kallose haben schon Russow (1883, 306, 323) und Fischer (1886, 19) das Nötige gesagt, es sei deshalb hier auf diese Arbeiten verwiesen. Was ferner die Umwandlung der Zellulose in Kallosesubstanz mit Hilfe eines Enzymes betrifft, so sei dazu bemerkt: Die Anwesenheit eines Ferments ist nicht erwiesen, es ist weder isoliert, noch ist jemals mit Siebröhrensaft per experimentum eine Zelluloselamelle in Kallose verwandelt.

Daß die Kallose einmal zuerst auf den Zellulosenetzmaschen, ein andermal zuerst in den Siebtüpfeln erscheinen kann, ist anzunehmen; es werden beide Arten der Kalloseablagerung vorkommen.

Im Mittelpunkte des Interesses standen in den letzten Jahren die unter der Bezeichnung „Verbindungsstränge“ von den älteren Autoren (z. B. Wilhelm l. c.) beschriebenen Komunikationswege zweier übereinanderstehender Siebröhrenglieder, seit der Zeit nämlich, als man mit Hilfe der neuen Färbemethoden und der verbesserten Schnitttechnik erkannt hatte, daß es sich hier um Gebilde handeln müsse, die in irgendeiner Weise mit den Protoplasmaverbindungen im Zusammenhange stehen oder aber vielleicht selbst als solche anzusprechen seien. Die älteren Arbeiten hier zu besprechen würde zu weit führen, besonders da sie sämtlich unsicher sind wegen der zur Anwendung gelangten Methode. (Arthur Meyer 1896, 1897.) Erst mit der Arbeit Kuhlas (1900, 41) treten wir bezüglich der Siebröhrenplasmodesmen in ein neues Stadium ein; Kuhla wies einwandsfrei die Plasmodesmennatur der „Verbindungsstränge“ von Cucurbita und auch von Viscum nach und förderte ihr Studium bis zu der klar formulierten Alternative: „Hier ist nun die Frage zu entscheiden, ob die durch den Porenkanal durchgehenden Plasmamassen massiv sind oder ob die Vakuolen durch den Kanal hindurchtreten.“ Kuhla selbst kam auf Grund seiner Untersuchung von Cucurbita zu der Ansicht, daß die Plasmodesmen massiv sein müßten. Strasburger (1901, 526) bemerkte in bezug auf die früheren Arbeiten: „In Wirklichkeit vermißt man aber in den bisherigen Untersuchungen über Siebröhren den Nachweis, daß deren Verbindungsstränge zum mindesten bei den Angiospermen mit den Plasmodesmen identisch seien.“ Er seinerseits glaubte dann den Nachweis erbracht zu haben, daß die „Verbindungsstränge“ der Siebröhren Kallusfäden sind, die durch Umbildung von Plasmodesmen entstehen. Später änderte aber Strasburger auf Grund der ersten Arbeit Hills (1901, 265) seinen Standpunkt und meint jetzt: „Die Ergebnisse der Hillschen Arbeit gestatten bereits den Schluß, daß auch die in meiner Arbeit über Plasmaverbindungen gegebenen Schilderungen der Entwicklungsvorgänge in den Siebplatten der Angiospermen eine Korrektur in dem Sinne verlangen werden, daß es dort ebenfalls nicht Kallusfäden, sondern Schleimstränge sind, die aus der Umwandlung der Plasmodesmen hervorgehen.“ (Strasburger 1902, II. Abt. 48.) Strasburger hat dann die Frage nicht mehr aufgenommen; er bemerkt nur in seinem großen Praktikum (1902, 214) bei Cucurbita: „Aus der Entwicklungsgeschichte ergibt sich, daß die Schleimstränge, durch welche der Inhalt der aufeinanderfolgenden Siebröhrenglieder verbunden ist, aus Gruppen von Plasmafäden hervorgehen, welche die Felder der Siebplatte durchsetzen. Diese Plasmafäden schwellen gleichzeitig an und verschmelzen

miteinander zu einem Schleimstrang, der nun das in einen entsprechend weiten Porus verwandelte Siebfeld durchsetzt.“ Ferner streift er diese Frage noch einmal kurz 1907 (1907, 188): „Mit Hilfe der Gardinerschen bzw. modifizierten A. Meyerschen Untersuchungsmethoden, die bei dem Nachweis der Plasmodesmen so gute Dienste bereits geleistet hatten, war es auch A. W. Hill möglich, die so schwierig zu verfolgende Entwicklungsgeschichte der Siebtüpfel in den Siebröhren klar zu legen und festzustellen, daß die Plasmodesmen, welche die Siebfelder der Siebplatten durchsetzen, in Schleimfäden verwandelt werden.“ Inzwischen erschien von Hill eine neue Arbeit über die Siebtüpfel der Angiospermen. (Hill 1908, 245.) An der Hand dieser Arbeit wollen wir nun in eine Diskussion über die Natur der „Verbindungsstränge“ eintreten.

Hill fixierte seine Objekte (Vitis, Wistaria, Cucurbita), nachdem er sie in kleine Stücke geschnitten hatte, mit Jod in Jodverbindungen, Pikrinsäure und Mischungen solcher Lösungen mit anderen Reagentien. Sublimat, Osmiumsäure und Essigsäure hält Hill für nicht so empfehlenswert. Hill färbte in der Art, daß er zunächst seine Schnitte beizte, in einer Lösung von gleichen Teilen „Uraniumnitrat and Potassiumjodide“, dann auswusch und nach der ein wenig abgeänderten Methode von Gardiner (Safranin, Anilinblau [„water-blue“], Hill 260) färbte. Bei den jüngsten Stadien der Querwandentwicklung konnte Hill mit Sicherheit keine Plasmodesmen nachweisen, in allen Fällen sieht man, sagt Hill, daß das Protoplasma Tüpfelfortsätze hat, die jede Vertiefung der jungen Querwand einnehmen in der Weise, die ganz gleich ist derjenigen von Tüpfelfüllungen normal getüpfelter Gewebe. Sehr selten sind Spuren von zarten Verbindungsfäden zu sehen, die die dünnen Tüpfelschließhäute durchziehen. Strasburger glaubte, bei dem gleichen Objekte (Wistaria) in den jüngsten Stadien der Querwand Plasmodesmen zur Ansicht gebracht zu haben (1901, 527). Dagegen wendet sich jedoch Hill, weist darauf hin, daß Strasburger nur in Alkohol fixiertes Material verwendet hat, und findet, daß Strasburgers Figuren (Taf. XIV, Fig. 29, 30) (radiale Längsschnitte und Aufsicht einer jungen Querwand, Alkohol, Anilinblau) nicht in Einklang miteinander zu bringen sind. — Trotzdem ist, wie denn auch Hill meint, mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß dauernd und schon in den jüngsten Stadien der Querwand Plasmodesmen vorhanden sind. Sicher nachweisbar scheinen sie aber erst auf späteren Stadien zu sein.

Mit dem Auftreten der gepaarten Kalloseschüsselchen auf jeder Seite der Querwand beginnt eine Veränderung der feinen Plasmodesmen

nach Hill. Sie sollen durch die Wirkung eines Fermentes ausgehöhlt und erweitert werden, so daß sie schließlich eine Plasmaröhre bilden, die jetzt ein Schleimstrang durchzieht. Gleichzeitig soll, ebenfalls durch das Ferment, die Tüpfelschließhaut in der unmittelbaren Nähe der ursprünglichen Plasmodesmen in Kallose verwandelt werden. Nunmehr — ein weiter vorgeschrittenes Stadium — kann man erkennen, daß durch die Tüpfelschließhaut eine Gruppe kurzer stark gefärbter Fäden hindurchgeht, während zugleich die Kallose sich weiter über die Membran ausgebreitet hat. Diese Kallose zwischen den einzelnen Fäden innerhalb der Fadengruppe wird desorganisiert mit dem Resultat, daß nunmehr eine große Öffnung entsteht; nun werden die Gruppen feiner Fäden verdrängt (supplanted) durch einen einzigen dicken Strang, der wiederum in einer Plasmaröhre steckt, die ihrerseits von Kallose eingefaßt ist. („The slimestring is in all cases enclosed in a protoplasmic tube, which passes through the callus-lined pore of the sieveplate") (l. c. 283). Weitere von Hill beschriebene Einzelheiten über die Entwicklung der Plasmodesmen und über die damit zusammenhängende Veränderung an der Tüpfelschließhaut lassen sich am besten durch Interpretation einiger seiner Figuren verstehen. Taf. XVII, Fig. 1 zeigt die ganz junge Querwand mit Tüpfeln, die schon beiderseits von einem dünnen Kallosebelag eingefaßt sind. In Fig. 4 gelangt eine junge Querwand zur Abbildung, bei der die Schließhaut noch vorhanden ist, aber schon durchbrochen von winzigen Löchern erscheint, in deren Mitte ein tingierter Punkt die quer getroffene Plasmodesme erkennen läßt. Diesen Stadien entsprechen wohl die Abbildungen, die Strasburger (1901, Taf. XIV, Fig. 30, 32) von dem gleichen Objekt gibt. In Fig. 5 von Hill ist das weitere Entwicklungsstadium abgebildet, bei dem die zentrale Partie der Tüpfelschließhaut kurz vor der Umbildung zu einem großen Porus zu stehen scheint; peripher sind noch die einzelnen Plasmodesmen zu sehen (Hill nennt sie jetzt „Schleimstränge"; auf diese Bezeichnung und deren Begründung werden wir noch zurückkommen), welche die in der Mitte der Tüpfelschließhaut entstehende große Öffnung etwa kreisförmig umgeben. In Fig. 7 sind zwei nebeneinanderliegende Querwände wiedergegeben, einige Tüpfelschließhäute zeigen hier schon den zentralen Porus ausgebildet. Fig. 9 schließlich gibt eine fertige Querwand wieder mit vollständig durchlöcherten Schließhäuten. (Gleiche Abbildungen bei Strasburger [Taf. XIV, Fig. 33—35.]) — Auf die Ausbildung des zentralen Porus folgt ein Stadium, in welchem die Einzelstränge verschwunden sind und ein dicker Strang den ganzen Porus ausfüllt. Eine übereinstimmende

Notiz hiermit finden wir ebenfalls wieder bei Strasburger, der sagt (l. c. 528): „Auf einem nächstfolgenden Entwicklungsstadium, während die Höhe des Gitters wächst, beginnt die Durchbohrung der Schließhäute der Felder in der Mitte, sie ist nicht eine Folge der seitlichen Verschmelzung der Kallusfäden (soll heißen Plasmodesmen) untereinander, da sie mit einem kleinen Loch in der Mitte des Feldes beginnt (Taf. XIV, Fig. 33) und dann an Durchmesser zunimmt (Taf. XIV, Fig. 34, 35). Durch die entstandene Öffnung kommunizieren die Schleimmassen der angrenzenden Siebgefäßglieder.“ — Zwischen dem Stadium der isolierten Stränge, die durch die, bis auf die mittlere Partie intakte Schließhaut ziehen und dem Stadium, in welchem die ganze Schließhaut gelöst und ein Einzelstrang hindurchzieht, zwischen diesen beiden Stadien findet sich in den Figuren Hills kein Übergang. Aus der Fig. 8, die laut Text ein solches Übergangsstadium zeigen soll, kann ich keine klare Anschauung gewinnen.

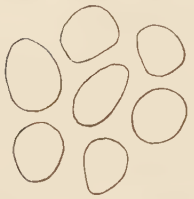

Fig. 9. Cucurbita Pepo. Stück einer ganz jungen Querwand. Die Schließhäute der Tüpfel noch ganz einfach. (Eau de Javelle, Zinnchlorür, Goldchlorid. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 12.)

Rekapitulieren wir zunächst einmal, was jetzt als mehr oder weniger feststehend von den Autoren angenommen ist. Die Entwicklung der Querwand geht so vor sich, daß zuerst eine seichte Tüpfelung auftritt, durch die feine Plasmodesmen ziehen. (Strasburger, bei Hill Postulat.) Diese Plasmodesmen werden dicker und sind somit sichtbar zu machen (Hill), während die Tüpfel mit Kallose überzogen worden sind, die nun dauernd zunimmt. Dann soll die Schließhaut in Kallose verwandelt und gelöst werden (Hill), währenddessen die Einzelstränge verschwinden. Man sieht nun einen großen Porus, durch den ein einziger dicker Strang hindurchgeht. Schließlich wird dieser Strang durch das fortdauernde Einlagern von Kallose in den Porus zu einem Faden zusammengeschnürt. Dieses Bild ist an alten Siebröhren leicht zu erhalten. (Hill, Taf. XVII, Fig. 22; vgl. auch meine Taf. I, Fig. 1).

Es sind demnach die Stadien zwischen der intakten aber von Plasmodesmen schon durchzogenen (?) Schließhaut und der von einem großen Porus durchbrochenen Schließhaut noch unklar geblieben. Ich habe es deshalb unternommen, mit einer anderen Methodik, die Entwicklungsgeschichte der Siebtüpfel nochmals zu untersuchen. Bisher wurde Wert daraufgelegt, möglichst die Plasmodesmen zu färben, um aus ihrer Anordnung und an ihrem Verhalten Rückschlüsse auf den Zustand der Schließ-

haut zu gewinnen. An meinen Bildern, die ich auf diese Weise erhielt, mußte ich mich aber überzeugen, daß auf diesem Wege vollkommen klare und einwandsfreie Resultate nicht zu erzielen sind. Stets stört der mehr oder weniger mitgefärbte, bald grobschollige bald feingekörnelte Inhalt, der sich bekanntermaßen gerade in den Siebröhren selbst bei der sorgfältigsten Fixage besonders auf der Querwand anhäuft. Ich zog es daher vor, den gesamten Protoplasten mit Eau de Javelle zu entfernen. Ich bekam so die reine Schließhaut zu Gesicht. An den eventuell vorhandenen bzw. sichtbaren Perforationen der ganz jungen Schließhaut wollte ich feststellen, ob und in welcher Anordnung sie von Plasmodesmen durchzogen wurde. Zur Sichtbarmachung der Schließhaut bediente ich mich vor allem der Goldtinktionsmethode von A. von Tompa (1903, 24), die für meine Zwecke vorzügliche Dienste tat. Daneben wandte ich noch Rutheniumrotfärbungen an (A. Meyer, Kl. Pr. 210), die besonders für die jüngsten Stadien der Schließhaut gute Bilder lieferten. Die Tompasche Anweisung lautet: Schnitte aus Alkoholmaterial oder Schnitte von frischem Material, mit Alkohol behandelt zur Entfernung von Gerbstoffen usw., werden mit Zinnchlorür behandelt. Und zwar stellt man sich zu dem Zwecke eine konz. Zinnchlorür-Stammlösung her. Von dieser Stammlösung nimmt man 0,5 ccm auf je 10 ccm dest. Wasser. In eine solche verdünnte Zinnchlorürlösung gelangen die Schnitte auf 42 Stunden. Darauf werden sie in schwach salzsaurem aqua dest. abgespült und in eine 0,1 %ige wässerige Lösung von aurum chloratum flavum gebracht, die mit HCl etwas angesäuert ist. Hierin verbleiben sie bei Erwärmung der Lösung auf ca. 25° 10—30 Sekunden. Die Schnitte werden dann wieder in salzsaurem Wasser abgespült und gelangen schließlich für 24 Stunden und länger in 50 %iges wässeriges Glyzerin.

Ich möchte dazu bemerken, daß ich für meine Tüpfel Schließhauttinktionen - Tompa hat seine Methode nicht zu Schließhautfärbungen im speziellen verwandt — die Färbedauer wesentlich verlängerte, wovor Tompa besonders warnte wegen der Gefahr der starken Nachdunklung in Glyzerin, welche Warnung bei Membranen im allgemeinen auch wohl berechtigt ist. Sowohl in Zinnchlorür beließ ich meine Schnitte bis 48 Stunden als vor allem im Goldbade oft bis 5 Minuten. Nach einigem Probieren — man darf besonders weder zu kurz aber auf keinem Fall allzu lange mit salzsaurem Wasser das Zinnchlorür ausspülen — erhielt ich stets gleichmäßige Präparate von hoher Brillanz der Färbung. Alle Handschnitte — Mikrotomschnitte geben mehr oder weniger undeutliche und schlechte Bilder — wurden mit Eau de Javelle

sorgfältig vorbehandelt, gut in angesäuertem Wasser ausgewaschen und nochmals in destilliertem Wasser abgespült, um dann in die Zinnchlorürlösung überführt zu werden. Die Zinnchlorürlösung muß übrigens wasserklar sein. Man stellt sich die betreffende Mischung aus seiner Stammlösung am besten jedesmal frisch her, da sie schon nach 2 bis 3 Tagen schlecht zu werden beginnt. (Für die Überführung aus Zinnchlorür in HCl-Wasser und daraus in das Goldbad nehme man jedesmal eine Glasnadel und für jedes Gefäß eine eigene.)

Als Objekte dienten in erster Linie Cucurbita Pepo; zum Vergleich untersuchte ich dann auch noch Trapa natans und Vitis vinifera. Ich fand nun folgendes: Die jüngsten Siebröhren von Cucurbita, die, dem Kambium noch eingesenkt, sich eben herauszudifferenzieren beginnen, weisen noch vollkommen intakte Schließhäute in ihren Tüpfeln auf (Fig. 9). Die junge Schließhaut zeigt keinerlei Perforationen. So sehr ich auch darnach suchte: alle Präparate, bei denen ich winzige Löcher über die ganze Schließhaut verteilt zu sehen glaubte, erwiesen sich als durch feinste Niederschläge auf den Schließhäuten verschmutzt, als mit Körnchen bedeckt, die man leicht für kleinste Perforationen halten konnte. An tadellos sauberen Präparaten aber vermochte ich selbst bei Anwendung bester optischer Hilfsmittel (Zeiss-Apochromat 2 mm, Comp.-Okular 8—18, bei ganz offener und bei ganz enger Blende gleichbleibende Bilder) keine Perforationen zu entdecken. Zur färberischen Darstellung dieser Stadien möchte ich übrigens dem Rutheniumrot noch vor dem Goldchlorid den Vorzug geben. Bemerkenswert war bei diesen ganz jungen Siebröhrenquerwänden die schon erwähnte Strukturierung des Netzwerkes der Folgelamellen (Fig. 8). An wenig älteren Siebröhren, die nur noch zum Teil in die kambiale Zone eintauchten, wurde diese Struktur schon undeutlich. Hand in Hand damit geht die Durchbrechung der Tüpfelschließhäute. Ich fand Bilder, bei denen einige Tüpfel noch intakte Schließhäute aufwiesen, während andere schon in unregelmäßiger Anordnung, große Löcher in der Schließhaut besaßen (Fig. 10). Diese Siebröhren staken also noch mehr oder weniger im Kambium. Unmittelbar darüber nach außen zu liegende Siebröhren, also Siebröhren am Rande der Kambiumzone, hatten mehrere große unregelmäßig angeordnete Löcher in der Schließhaut, die nur noch durch schmale Brücken von Schließhautmembran voneinander getrennt waren (Fig. 11). Die stehengebliebenen Schließhautreste schienen hier und da schon durchbrochen. Das nächste Stadium, an einer wieder um eine Zellhöhe nach außen zu liegenden Querwand zu finden, läßt schon den vollständigen Schwund der Schließhäute erkennen. An deren Stelle tritt nun aber

eine sekundäre Verengung des so entstandenen großen Porus durch einen Membranring (Fig. 12), der sich alsbald verbreitert, um bei den fertigen Siebröhren als breiter Membranring dem offenen Tüpfel eingelegt zu erscheinen (Fig. 13). Dieser Membranring färbt sich schön

Fig. 10.

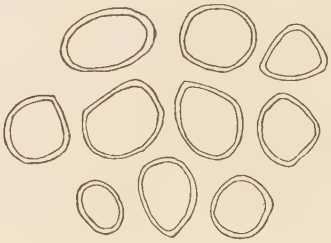

Fig. 12.

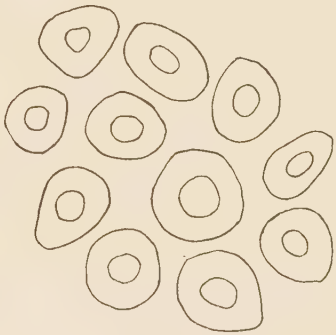

Fig. 13.

Fig. 11.

Fig. 14.

Fig. 10. Cucurbita Pepo. Stück einer jungen Querwand. Die Schließhäute schon zum größten Teil durchbrochen. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 9.)

Fig. 11. Cucurbita Pepo. Ein wenig älteres Stadium wie in Fig. 10. Schließhäute fast ganz gelöst. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 9.)

Fig. 12. Cucurbita Pepo. Auf Fig. 11 folgendes Stadium. Schließhäute sind verschwunden. Der Membranring wird sekundär eingelagert. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 9.)

Fig. 13. Cucurbita Pepo. Auf Fig. 12 folgendes Stadium einer fertigen Querwand mit ausgebildetem sekundären Membranring. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 9.)

Fig. 14. Trapa natans. Teil einer fertigen Siebröhrenquerwand mit dem sekundären Membranring in den ihrer Schließhäute beraubten Tüpfeln. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 9.)

rosa mit Goldchlorid. Wenn man ihn erst zu sehen gewohnt ist, findet man ihn auch nach intensiver Pyoktanninbehandlung wieder, aber meist nur so außerordentlich schwach gefärbt, daß er kaum zu sehen ist und, hat man ihn in der Goldchloridfärbung nicht zuvor gesehen, unbedingt übersehen wird.

Jetzt werden auch die Bilder wie man sie mit Anilinblaubehandlung manchmal sieht, klar (Taf. I. Fig. 2). Man glaubte bis jetzt, daß die innere Auskleidung des der Schließhaut beraubten Tüpfels nur Kallose sei, löste man diese Kallose, so traten die Bilder auf, wie sie z. B. Strasburger von alten Siebröhren von Kraunhia (Taf. XV, 42) abbildet und wie sie ebenfalls Hill (Taf. XVII, Fig. 9) bei Wistaria wiedergibt (vgl. auch meine Fig. 15). Man konnte eben bei der Zartheit des Membranringes und den bisher unzulänglichen Tinktionsmethoden diesen, sowie er von Kallose befreit war, nicht sehen. Es erschien deshalb ein riesiger Porus, dessen Umrahmung durch das Maschenwerk der Folgelamellen gegeben war.

Fig. 15. Trapa natans. Querwand einer Siebröhre. Kallose mit KOH gelöst. (Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ u. Ok. 12.)

Trapa natans, deren fertige Siebröhren zum Vergleich herangezogen wurden, zeigte dasselbe Verhalten. Nach Behandlung mit Eau de Javelle und Färbung mit Goldchlorid trat ebenfalls der Membranring deutlich hervor (Fig. 15). Und schließlich konnte ich auch bei Vitis die gleichen Membranringe feststellen.

Diese eigenartige sekundäre Verengerung des Porus glauben wir deuten zu müssen als ein nachträgliches Einschnüren der Plasmabrücke bei gleichzeitiger Herstellung eines membranösen Widerlagers für die Kalloseauflagerung.

Was füllt nun den fertigen Porus aus? Ist es ein massiver Protoplasmastrang, der die Protoplasten zweier Siebröhrenglieder verbindet, oder ist es ein Schleimstrang, der die Inhaltsmassen vereinigt oder schließlich ist es wie Hill will, eine Zytoplasmaröhre mit Schleim gefüllt, so daß Protoplast und Vakuoleninhalt kommunizieren? Um diese Frage entscheiden zu können, müßte man sichere Kriterien haben, „Schleim" und Zytoplasma als solche einwandsfrei zu kennzeichnen und somit zu unterscheiden. Hills Beweise dafür, daß in einem bestimmten Stadium der Querwandentwicklung die Verbindungsstränge aus Schleim bestehen, sind nun leider nicht zwingend. Für Hill beginnt die Umwandlung der feinen Plasmafäden in Schleimstränge zu der Zeit, wo die Kallose die Fäden einfassend in der Schließhaut auftritt. „The

formation of the callus-rods is, however only the obvious sign of a more important change, which has taken place in the character of the threads themselves.“ Die Kallose bildet dann gewissermaßen eine feine Röhre. Der Inhalt dieser Röhre verhält sich jetzt, nach Hill, etwas anders gegen Farbstoff als vor dem Auftreten der Kallose, er färbt sich intensiver. Die Fäden haben auch einen stärkeren Glanz, der den Plasmodesmen der embryonalen Querwand abging. Dabei sind die Stränge dicker geworden.

Zugegeben, daß mit den ursprünglichen Plasmodesmen eine gewisse Veränderung vor sich gegangen ist — sie sind dicker geworden, brechen stärker das Licht, was in ihrem größeren Glanz zum Ausdruck kommt, sie speichern auch stärker den Farbstoff — so ist das aber immerhin noch kein Beweis, daß sie ihre chemische Zusammensetzung geändert haben. Eine Veränderung der chemischen Natur müßte aber stattgefunden haben, sollten diese Fäden nicht mehr als Plasmodesmen, sondern als „Schleimstränge“ angesprochen werden. Hill scheint von der Annahme ausgegangen zu sein, daß mit der von ihm angenommenen Veränderung der Tüpfelschließhaut, einer Umwandlung in Kallose, auch eine Modifikation der diese Tüpfelschließhaut durchsetzenden Plasmafäden in „Schleim“ vor sich gehen müsse. Das dürfte wenigstens aus seiner Hypothese hervorgehen, nach der ein und dasselbe Ferment sowohl die Zellulosemembranen (also ein Kohlehydrat und tote Substanz) in Kallose und alsdann auch die Plasmodesmen (also hochzusammengesetzter proteïnähnlicher Körper und lebende Substanz) in „Schleim“, in eine tote kolloidale Substanz verwandeln soll. Auch die Nachfolger Hills, die sich ganz auf seine Arbeit stützen (Thoday 1911, 655, Hume 1912, 573) und gleichfalls stets von Plasmodesmen sprechen, die zu Schleimsträngen werden (z. B. bei Hume, „they are bore out to forme slime-strings“ l. c. 582), bringen keinen Beweis, daß das, was sie als „slime-string“ bezeichnen, nun auch de facto „Schleim“ und kein Zytoplasma ist.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf Trapa natans und Cucurbita Pepo, zum Vergleich wurde Victoria regia noch mit herangezogen. Als besonders günstig für die hier verfolgten Zwecke erwies sich Trapa natans. Die Querwände von Trapa sind für eine Plasmodesmenuntersuchung deshalb so sehr geeignet, weil sie einmal fast so große Pori wie Cucurbita haben, während ihnen dann aber der bei Cucurbita störende „Schleim“ mangelt.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen an der fertigen aktiven Siebröhre von Trapa war, daß ich mich nicht überzeugen konnte von

dem Vorhandensein einer Plasmaröhre! Meine Präparate mit Flemming fixiert und drei Farben gefärbt, die Pyoktanninfärbung besonders intensiv (über die Färbetechnik vgl. das S. 36 gesagte), waren denkbar klar; immer aber fand ich nur massive Plasmabrücken (Taf. I, Fig. 1). Die Taf. I, Fig. 3 weist scheinbar Röhren auf; ohne Zweifel aber sind, aus welchen Gründen kann man natürlich bei der Launenhaftigkeit der Färbungen nie sagen, die Plasmodesmen nicht mit gefärbt, sondern nur der innere dunkle Kallosepfropf, der wiederum seinerseits in eine weniger dichte Kallosemasse eingeschlossen ist, so daß zwei konzentrische Kalloseringe entstanden sind. Daß wir es hier mit Kallose zu tun haben, geht aus folgenden Versuchen hervor: Eine mit Anilinblau tingierte Querwand (Taf. I, Fig. 2) zeigt deutlich den Kallosering, der allerdings bei dieser Färbung nicht die konzentrische Differenzierung in zwei Ringe zeigt wie bei der Färbung mit „drei Farben." Diese Querwand wurde, nachdem sie mit dem Zeichenapparat aufgenommen war, genau markiert auf der Unterseite der Objektträger, weil darauf das Deckglas durch Lösen des Kanadabalsams in Xylol entfernt wurde, um die Mikrotomschnitte zu der weiteren Verarbeitung frei zu bekommen. Die Schnitte wurden nun mit verdünnter Kalilauge behandelt, mit Wasser ausgewaschen und durch die Alkoholstufen wie üblich wieder in Xylol-Kanadabalsam übergeführt und nun von neuem untersucht. Es ergab sich das in Textfig. 15 wiedergegebene Bild, welches genau die gleiche Querwand darstellt wie in die mit Kallose abgebildete (Taf. II, Fig. 2). Durch die Behandlung mit verdünnter Kalilauge war die Kallose gelöst worden, so daß der ganze Porus frei wurde, von Plasmodesmen war natürlich nichts zu sehen bei dieser Behandlung ohne Färbung. Der Plasmastrang wurde dann auf folgende Weise zur Darstellung gebracht. Von neuem wurde an diesem Schnitte dieselbe Manipulation vorgenommen, d. h. es wurde der Kanadabalsam wieder vorsichtig abgelöst, das Xylol mit Alkohol entfernt und der Schnitt mit Jodalkohol vorbehandelt, um darauf für etwa 15 Minuten in Jodjodkalium zu gelangen. Jetzt erschienen im Innern der Poren die vorher unsichtbar gebliebenen Plasmodesmen ganz schwach wieder (Fig. 16), auch bei ihnen konnte kein Hohlraum, der auf eine Röhre schließen ließe, festgestellt werden. Es ist damit natürlich nicht bewiesen, daß die Plasmabrücke massiv ist, sondern es sollte nur gezeigt

Fig. 16. Trapa natans. (Wie bei 15, noch behandelt mit Jodjodkalium, Plasmodesmen werden schwach sichtbar. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 12.)

werden, daß auch auf diesem Wege eine eventuell hohle Plasmodesme nicht zur Darstellung zu bringen ist.

Überhaupt ist es bei der geringen Größe der Objekte und bei der, trotz größter Vorsicht doch noch recht unzulänglichen Methode der Fixierung außerordentlich schwierig, eine Protoplasmaröhre, die den Siebporus durchzieht, festzustellen. Auch in den allergünstigsten Bildern, bei denen die Plasmodesmen teilweise im Querschnitt zum Teil aber auch so getroffen waren, daß man ihre Fortsetzung in das Zellplasma erkennen konnte, auch in diesen Präparaten war nichts Röhrenähnliches zu erkennen, vielmehr machten gerade in solchen Präparaten die Plasmodesmen ganz den Eindruck massiver Stränge (Fig. 17).

Auch bei Cucurbita ist es mir nicht gelungen, etwas Derartiges zu sehen. Nur einmal erhielt ich Präparate, wie sie die Taf. I, Fig. 4 und Textfig. 18 wiedergibt; darin waren allerdings Röhren zu sehen,

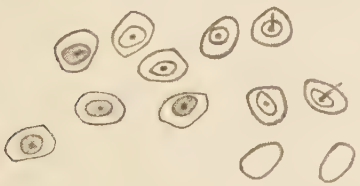

Fig. 17. Trapa natans. Teil einer Siebröhrenquerwand. Plasmodesmen zum Teil als kurze massive Stränge aus dem Porus ragend. (Mikrotomquerschnitt. Drei Farben. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 12.)

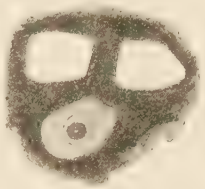

Fig. 18. Cucurbita Pepo. Tüpfel einer Siebröhrenquerwand. Im Innern des Porus eine scheinbar hohle Plasmabrücke. (Mikrotomquerschnitt. Drei Farben. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 12.)

die hohle Plasmodesmen darstellen könnten. Aber die Größenordnungen, die hier in Betracht kommen, sind so gering, daß die Objektähnlichkeit der Bilder sehr fraglich wird. Die Gefahr in diesen winzigen Kreisen, die wie eine Membranröhre aussehen, nur Beugungserscheinungen vor sich zu haben, liegt zu nahe, als daß man sie nicht in Rechnung ziehen sollte; ein massiver Stabquerschnitt kann sehr wohl durch Beugung des Lichtes als doppelt konturierter Kreis erscheinen. Bestärkt werde ich in dieser meiner Ansicht durch die ultramikroskopische Untersuchung dieser Verhältnisse. Dieselben Querwände, bei denen ich die scheinbaren Röhren so deutlich sah, erscheinen im Dunkelfeld (Paraboloidkondensor von Leitz, Zeiss-Okular 18, und Objektiv E, Nernst-Lampe von Zeiss, Mikro-Bogenlampe von Leitz) deutlich als vollständig gleichmäßig leuchtende Punkte. Wären die Plasmodesmen hohl, so müßten auch innerhalb der einzelnen leuchtenden Punkte noch winzige dunkle Flecke sein, die eben für optische Leere und damit für

einen Hohlraum sprächen. Es dürfte demnach keine Möglichkeit bestehen, auf anatomischem Wege die Frage zu lösen, ob die Plasmodesmen der Siebröhren hohl sind oder nicht.

Es besteht ferner ein Versuch Andrews (1903, 15), den Inhalt der Siebröhren von Cucurbita durch Zentrifugieren zu verlagern. Andrews gipste Stengelstücke von Cucurbita Pepo ein und zentrifugierte sie bei 4400 g (6000 Umdrehungen in der Minute) 3 Stunden lang. Er fand so, daß „der ganze Inhalt vollständig aus der Siebröhre entfernt war". „Die Hautschicht war jedoch erhalten geblieben" (l. c. 16). Da der Inhalt der Siebröhren nach Andrews durch mehrere übereinanderstehende Siebröhrenglieder geschleudert wurde, so könnte man vielleicht geneigt sein, dieses Experiment für die Röhrennatur der Plasmodesmen als beweisend anzusprechen, obwohl man andererseits von vornherein einwenden könnte, daß bei Anwendung solcher Kräfte der Inhalt ebensogut seitlich neben den Plasmodesmen hindurch an den Porus gepreßt sei. Da jedoch dieser Versuch für die Frage der Wegsamkeit der Poren überhaupt von Wichtigkeit ist, so wiederholte ich ihn und zwar zunächst in der Anordnung Andrews. Später wendete ich Kräfte bis 11 593 g ca. 20 Minuten an, ich fand dabei, daß die Dauer des Zentrifugierens keinen Einfluß auf den Ausfall des Experimentes hatte.

Meine Ergebnisse weichen nun wesentlich ab von denen Andrews: Ich konnte mich nicht davon überzeugen, daß der Inhalt der Siebröhre aus der Zelle herausgeschleudert wird. Welches Material ich auch verwenden mochte, ob junge oder alte Siebröhren, ich bekam stets wieder ähnliche Bilder. Der — infolge des Zentrifugierens geronnene ? — eiweißhaltige Vakuoleninhalt der älteren Siebröhren, der sogenannte Eiweißschleim, lag als frei in dem Zellumen bewegliche Masse dicht zusammengeschlagen auf der Querwand, das wandständige Protoplasma war kaum, manchmal stärker verlagert, so daß eine dichtere Zytoplasmaschicht den „Schleim" bedeckte. Oft war der Siebröhrenkern dem „Schleim" aufliegend zu erkennen, in einigen Präparaten fand ich den Nukleolus aus dem Kerne herausgeflogen vor diesem liegend (Fig. 19 a, b).

Bei jüngeren Siebröhren, bei welchen das sogenannte Schleimtropfenstadium beginnt, habe ich häufig gar keine Verlagerungen erkennen können. Die eiweißartigen ergastischen Gebilde in Tropfenform hatten ihre Lage im Zytoplasma nicht verändert (Fig. 20). In allen Präparaten, bei alten und jungen Siebröhren fand ich die Geleitzellen nicht sichtbar verändert. der Kern saß stets in der Mitte des dichten, die Zelle erfüllenden Zytoplasma. Nur der Nukeolus war des

öfteren in das zentrifugale Ende des Kernes verlagert, wie ich es auch bei Siebröhrenkernen oft fand (Fig. 21). Daß andererseits die Zentrifugalkraft stark gewirkt hatte, konnte ich erkennen an den verschiedenen anderen Zellelementen der Achse (Fig. 22). Bei Anwendung der höchsten Tourenzahlen fand ich meist die Querwand in der Richtung der Zentrifugalkraft durchgebogen.

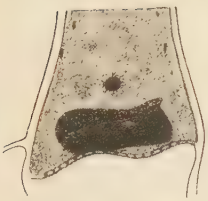

Fig. 19a. Cucurbita Pepo. Zentrifugierte Siebröhre. „Schleim" liegt der Querwand auf. Vor dem „Schleim" der Kern.

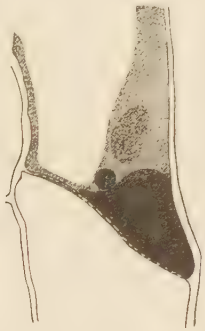

Fig. 19b. Cucurbita Pepo. Zentrifugiert. „Schleim" auf der Querwand. Nukleolus ist aus dem Kern herausgeschleudert.

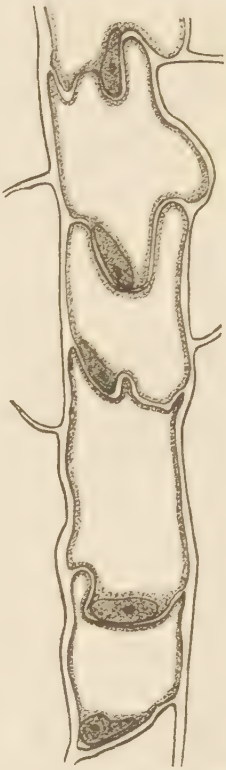

Fig. 22. Cucurbita Pepo. Zentrifugierte Parenchymzellen. Kern und Zytoplasma in das zentrifugale Ende der Zelle verlagert.

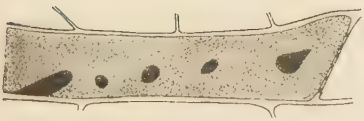

Fig. 20. Cucurbita Pepo. Jüngere Siebröhre im sogenannten Schleimtropfenstadium. Zentrifugiert. Der „Schleim" hat seine Lage nicht verändert.

Fig. 21. Cucurbita Pepo. Siebröhrenkern, zentrifugiert. Nukleolus liegt im zentrifugalen Ende des Kernes. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 4.

Sämtliche Bilder wurden sofort nach der Schleuderung aus Handschnitten oder aus Mikrotomschnitten gewonnen, die geschleuderten Achsen wurden im letzteren Falle sogleich in Flemming fixiert. Zum Vergleich wurde von jedem zu schleudernden Achsenstück ein Teil abgeschnitten und sowohl sofort frisch als auch fixiert später untersucht, um das Aussehen von nicht zentrifugierten Zellen desselben Objektes

stets vergleichen zu können. An Handschnitten zentrifugierter Achsen kann man sich leicht davon überzeugen, daß die meist zu dicken Platten zusammengeschlagene Inhaltsmasse nicht etwa aus Kallose besteht oder nur aus Zytoplasma. Bei Anwendung von Anilinblau-Safranin-Doppelfärbungen ist der relativ dünne Kallosebelag, der die Querwände überzieht, zu erkennen. Bei Behandlung der Schnitte mit Pikrinsäure wird die Inhaltsmasse schön gelb, genau wie bei den nicht geschleuderten Siebröhren desselben Achsenstückes.

An Mikrotomserienquerschnitten kann man sehr schön auf den Querwänden aufliegend die zu einer dicken Scheibe zusammengeschlagenen Inhaltsbestandteile einer jeden Zelle sehen.

Die Differenz zwischen meinen und den Andrewsschen Befunden ist m. E. nur dadurch erklärbar, daß er stets noch so junge Siebröhren, die noch gar nicht ihre charakteristischen ergastischen Gebilde (Eiweiß) führten, geschleudert hat, so daß er den Eindruck gewinnen mußte, die Siebröhren seien durch das Schleudern entleert. Bei derartig jungen Siebröhren konnte ich mich überzeugen, daß die auffälligen Bilder, wie ich sie oben beschrieben habe, nach dem Schleudern nicht zu erhalten sind.

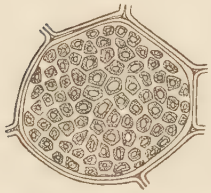

Fig. 23. Cucurbita Pepo. Tüpfelfeld einer Querwand in der Aufsicht. (Aus Strasburger, Bot. Prakt., 1913, Fig. 111 A.)

Es bleibt also nach wie vor die Frage offen, ob die Plasmodesmen hohl sind oder nicht. Ich möchte nach allem, was ich gesehen habe, mich für die massive Natur der Siebröhrenplasmabrücken entscheiden. Ich bin also zu der gleichen Auffassung dieser Frage gekommen, wie Kuhla (l. c. 41), der meinte, „daß wir es in der unverletzten Cucurbita-Pflanze in den Siebröhren mit massiven Plasmamassen zu tun haben, die sich als feines Häutchen über den ganzen Siebporus ausspannen.“ Endgültig zu beweisen ist diese Ansicht allerdings nicht, noch weniger aber die gegenteilige, vielmehr spricht die Wahrscheinlichkeit wesentlich für die massive Natur der Plasmodesmen auch der Siebröhren.

Die fertige Querwand einer Siebröhre der Angiospermen trägt also entweder ein einziges Tüpfelfeld, in welchem viele regelmäßig angeordnete Tüpfel liegen (Cucurbita) (vgl. Fig. 23) oder aber sie besitzt mehrere Tüpfelfelder mit mehr oder weniger zahlreichen Tüpfeln auf ihrer in solchen Fällen meist geneigten Fläche (Vitis) (vgl. Fig. 24). Die Tüpfelschließhäute, die ursprünglich von einer Anzahl äußerst feiner Plasmabrücken perforiert sein dürften, werden in der weiteren Ent-

wicklung der Querwand gelöst und die so entstandenen großen Pori wieder verengt durch einen sekundär entstandenen Membranring. Jeder durch den Membranring wesentlich verengte Porus wird durchzogen von einer, wahrscheinlich massiven, Plasmabrücke. Auf den Membranring ist von beiden Seiten in den Tüpfel Kallose abgelagert, so daß die Plasmabrücke in einer dicken Kalloseröhre eingeschlossen erscheint; die Kallose greift meistens auch noch mehr oder weniger stark auf das Balkenwerk der Folgelamellen über, so daß die Querwand wesentlich an Dicke zunimmt.

b) Die Längswand und ihre Plasmabrücken.

Der Bau der Längswand der Siebröhre weist keine Besonderheiten auf. Sie ist mit einer mehr oder weniger großen Anzahl von Tüpfeln besetzt, die von zahlreichen Plasmabrücken perforiert werden (vgl. Fig. 25). Man hat sich gewöhnt, diese Tüpfel seit Nägeli mit dem Namen „Siebfelder" zu bezeichnen (Nägeli l. c. 12). Nägeli schrieb seinerzeit von Cucurbita Pepo, daß „nicht bloß die Scheidewände der Siebröhren ganz oder in ihrer mittleren Partie mit Siebporen besetzt sind", sondern auch die gleiche Erscheinung stellenweise an den Seitenwänden auftrete. „Man beobachtet Stellen von sehr verschiedener Form und Größe, welche im wesentlichen das gleiche Aussehen zeigen wie die Querwände, nur mit dem Unterschiede, daß in der Regel alles kleiner und undeutlicher ist." Wilhelm nahm dann den Namen „Siebfeld" an (l. c. 14) und beschreibt nun solche Siebfelder auch bei Vitis. „In der Profilansicht, bemerkt Wilhelm, zeigen die mit solchen Siebfeldern versehenen Siebröhrenwände das bekannte Aussehen getüpfelter Membranen." Daß man diese Tüpfel als etwas Besonderes ansah und sie mit der Querwand vergleicht, kam wohl daher, weil die Tüpfelschließhaut von der Siebröhre aus mit Kallose bedeckt wurde. Ferner nahm man an, daß auch in den seitlichen

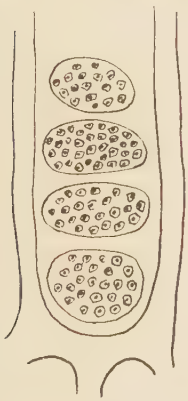

Fig. 24. Vitis vinifera. Querwand mit vier Tüpfelfeldern in der Aufsicht. (Nach Wilhelm l. c. Taf. II, Fig. 12.)

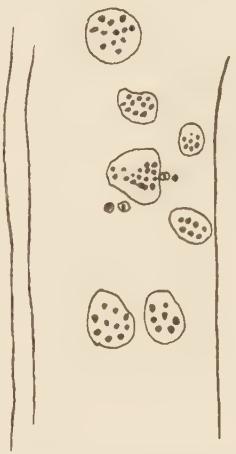

Fig. 25. Cucurbita Pepo. Lateralwand zwischen zwei Siebröhren mit Tüpfeln und Plasmabrücken, die durch aufgelagerte Kallose verdickt sind. (Nach Hill l. c. 1908, Fig. 17, Taf. XVII.)

Tüpfeln die Schließhaut, d. h. daß die Entwicklungsgeschichte und Struktur dieser von Plasmabrücken durchsetzten Tüpfelschließhäute dieselbe sei wie die der Siebröhrenquerwände. Dieses ist aber nicht bewiesen; was Wilhelm gesehen und gezeichnet hat (l. c. 13, Taf. V, 47), sind gewöhnliche Plasmaverbindungen, die den Tüpfel durchsetzen. Perrot (l. c. 47) sagt ganz recht: „Il paraît impossible d'affirmer si ces plaques criblées possèdent de véritables perforations. Ce ne sont peut-être que de simples communications protoplasmiques, un peux mieux différenciées que celles qui existent entre les cellules des parenchymes de beaucoup de plantes."

Auch Kuhla (l. c. 39) war sich darüber klar, daß die Tüpfel der Seitenwände der Siebröhre von Cucurbita etwas ganz anderes sind als die der Querwände. Er sagt dazu: „Die Plasmaverbindungen benachbarter Siebröhrenglieder sind relativ leicht nachzuweisen. Sie durchsetzen große quer zum Längsverlauf der Siebröhre gestreckte Tüpfel, die Nägelischen Siebfelder, deren ziemlich dicke Schließhaut zumeist halbmondförmig gebogen, sich in das Lumen der einen Siebröhre hineinwölbt. — Da die Tüpfel der Siebröhrenlängswände sehr groß und zahlreich über die Wand verteilt sind, zudem von relativ dicken Plasmaverbindungen durchsetzt werden, so leuchtet ein, in wie innigem Plasmazusammenhange zwei nebeneinander verlaufende Siebröhren unter sich und mit den angrenzenden Geleitzellen sich befinden".

Hill (1908) gebraucht noch den Namen Siebfeld für die großen Gruppen von Plasmabrücken, die einen Tüpfel durchziehen, weil sie dieselbe Entwicklung hätten wie die Querwand (l. c. 284). Denn er ist der Meinung, daß die Schließhäute tatsächlich durchbrochen werden von Schleimsträngen, die in Kalloseröhren eingeschlossen sind; eine Interpretation seiner Bilder, zu der er gelangen mußte, entsprechend seiner, bei der Entwicklungsgeschichte der Querwand (S. 9) besprochnenen Hypothesen von der Umwandlung der Plasmabrücken in Schleimstränge und der Schließhaut in Kallose.

IV. Das Zytoplasma.

Die Siebröhrenzelle bietet für die Zwecke einer Zytoplasmauntersuchung ein recht ungünstiges Objekt; insonderheit Cucurbita Pepo, die von den älteren Autoren am meisten benutzte Pflanze. Es ist daher verständlich, daß sich erst allmählich die Ansicht von der Zytoplasmanatur auch des Siebröhrenwandbelages Bahn brechen mußte. Hertig (1854, 51) sprach von einem „Phytodenschlauche" in der Sieb-

röhre von Cucurbita; Hanstein (1864, 27, 31) von „Innenschlauch“ oder „Binnenschlauch“; Wilhelm (l. c. 20, 50) ebenfalls von Binnenschlauch, dann auch „Hüllschlauch“ usw. Hatte doch auch de Bary in seiner Vergl. Anatomie sich noch nicht entschließen können, von einem Protoplasma bei der Siebröhre zu sprechen. Er sagt dazu (1877, 187, 88). „Der Schleiminhalt der Siebröhren, sowohl der seitliche Wandüberzug, als die Endanhäufungen besteht ähnlich dem Protoplasma, der Haupt- und Grundmasse nach aus eiweißartiger Substanz, ob er als Protoplasma schlechthin bezeichnet werden darf, ist zweifelhaft; wegen der geringen Differenzen der Jodreaktion des Schleimes und des Protoplasma der umgebenden Gewebe der Cucurbita, als darum, weil das Protoplasma ein neben seiner stofflichen Beschaffenheit durch eine bestimmte Organisation oder Struktur ausgezeichneter Körper ist, welche sich ausdrückt in den Protoplasmabewegungen, der Zellkerndifferenzierungen usw., und weil Erscheinungen wie die letztgenannten an den Siebröhren nicht beobachtet sind.“ Tangl bemerkt ein wenig apodiktischer (1879—81, 170): „Der Inhaltmasse der Siebröhre ist kaum die Dignität des Protoplasma zuzusprechen“[1]).

Russow hob alsbald aber hervor (1883, 296), daß der Hüllschlauch, überall in lebenden Siebröhren nachweisbar, im Grunde nichts anderes als der Protoplasmawandbelag ist, welcher jeder ausgewachsenen und lebenden Zelle eigen ist, nur scheint er dehnsamer zu sein und ist nicht so feinkörnig wie der gewöhnliche Wandbelag. Und Lecomte faßte seine Ansicht dahinlautend zusammen (1887, 280), daß er meint: „nous pouvons donc conclure que le contenu des tubes criblés, arrivés à la période d'activité, est constitué par une mince couche de protoplasme pariétal enveloppant une grande vacuole.“ War somit nun doch dem Siebröhrenwandbelag „die Dignität des Protoplasma“ endgültig zugesprochen (vgl. Strasburger 1891 476, Hill l. c. 261), so erhebt sich jetzt die Frage:

Ist tatsächlich durchgängig das Lumen der Siebröhrenzelle von einer großen Zentralvakuole ausgefüllt, nur umkleidet von einem dünnen Plasmabelag der Zellwand? Oder aber gehen auch noch breitere Plasmazüge oder einzelne Fäden von Protoplasma durch das Zelllumen von Wand zu Wand, so daß eine Anzahl größerer und kleinerer Vakuolen entstehen?

1) Noch in den neunziger Jahren schrieb van Tieghem (1891, 635, 1898, I, 37 und 87) in seinen Lehrbüchern, daß während der Ausbildung der Siebplatte das Protoplasma, der Kern und die Chloroplasten verschwinden und eine granulierte Flüssigkeit von gelatinöser Konsistenz und alkalischer Reaktion übrig bleibt. Die Zellen sind tot.

Diese Frage ist außerordentlich schwer zu beantworten, weil man eben nie weiß, ob man nicht — bei lebendem so gut wie bei fixiertem Material — Kunstprodukte vor sich hat bei der bekannten heftigen Reaktion des Siebröhreninhaltes gegen äußere Einflüsse chemischer (Fixation) oder mechanischer (Anschneiden mit dem Messer usw.) Natur. In der Literatur finde ich nur eine Angabe, die auf die eben gemachten Ausführungen direkt bezug hat, nämlich die Beobachtung eines Plasmanetzes, das Emil Schmidt (1882, 461) bei Victoria regia gefunden hat. Alle übrigen Bemerkungen, falls überhaupt auf die Anordnung des Zytoplasma in den Siebröhren bezug genommen wird, beziehen sich stets auf den „protoplasmatischen Wandbelag". So vor allem Strasburger in seinen zahlreichen Notizen in den „Leitungsbahnen" (z. B. 248, 261, 291, 321, 349, 363, 476). Eine auffällige Sondererscheinung, die Strasburger beschreibt (l. c. 193, 194) bei Robinia pseudacacia sei daraus hervorgehoben. In jedem Siebröhrengliede ist ein stark lichtbrechender Schleimklumpen zu sehen, der mittels eines dünnen Fadens in der Mitte des Zellumens suspendiert ist. „Es kommt nicht selten vor, daß mehr als ein Suspensionsfaden von dem Schleimkörper nach einer oder beiden Siebplatten führt. Der protoplasmatische Wandbelag, obwohl sehr dünn, bleibt bestehen. Daß es sich aber in dem suspendierten Schleimkörper nicht etwa um Artefakte handelt, davon kann man sich leicht an frischem Material überzeugen, in welchem die ziemlich stark das Licht brechenden Schleimkörper, als auch deren Fäden unschwer zu erkennen sind."

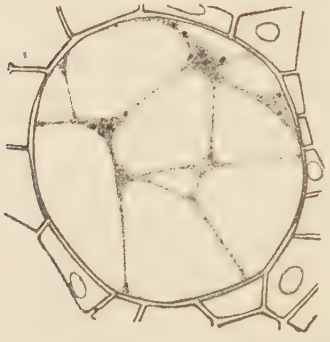

Fig. 26. Victoria regia. Junge Siebröhre mit Zytoplasmanetz. (Mit Sublimat-Eisessig fixiert. Mikrotomquerschnitt. Drei Farben. Obj. E und Ok. 4.)

Mit anderen Worten, wir haben es hier also nicht mit der üblichen Zentralvakuole zu tun, sondern es werden zum mindesten zwei Vakuolen gebildet durch den an Fäden aufgehängten Schleimklumpen, es können aber in manchen Fällen auch mehrere Vakuolen entstehen entsprechend der Anzahl der Fäden, die durch das Zelllumen ziehen.

Bei meinen Objekten fand ich zunächst in der Victoria regia in jungen fertigen Siebröhren regelmäßig, in alten seltener, ein Plasmanetz, wie es Emil Schmidt (l. c.) angegeben hat. Meine Bilder (Fig. 26) habe ich aus Mikrotomquerschnittserien gewonnen. Die

relative Seltenheit des Auffindens von netz- oder fadenförmigen Plasmastrukturen in ausgewachsenen Siebröhren erklärt sich dabei aus ihrer ungewöhnlichen Länge (bis zu 3000 μ), denn die gesuchten Strukturen

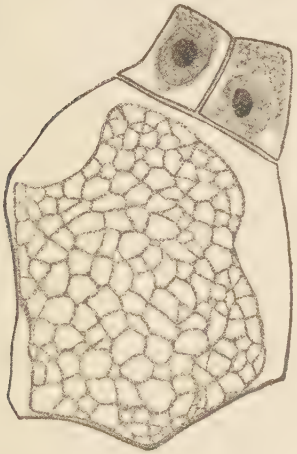

Fig. 27. Cucurbita Pepo. Siebröhre mit Plasmanetz. (Mit Flemming fixiert. Mikrotomserienschnitt. Drei Farben. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 4.)

Fig. 28. Cucurbita Pepo. Querwand einer Siebröhre mit Kallose. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 27.)

Fig. 29. Trapa natans. Alte Siebröhre mit Zytoplasma. Lebend in Wasser. (Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 4.)

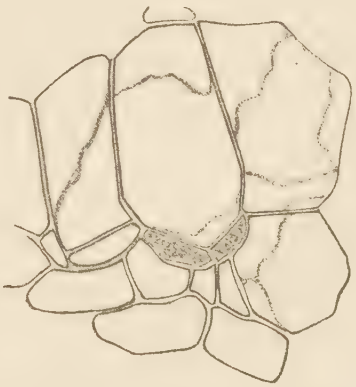

Fig. 29a. Cyperus Papyrus. Siebröhre mit plasmolysierten Protoplasten. (Alkoholmaterial. Gez. mit Zeichenapparat. Öl-Im. $^1/_{12}$ und Ok. 4.)

des Protoplasma brauchen sich ja keineswegs durch die ganze Länge des Siebröhrengliedes zu erstrecken.

Bei genauer Durchmusterung meiner Präparate konnte ich selbst für Cucurbita Pepo reichliche Plasmamengen nachweisen. Die Bilder

(z. B. Fig. 27) weichen von den üblichen wesentlich ab. Wahrscheinlich ist das in Fig. 27 wiedergegebene Plasmanetz, das aus einer schon fertig entwickelten Siebröhre stammt, wie aus dem Querwandbilde (Fig. 28) hervorgeht, ein Kunstprodukt; es läßt aber doch einen Rückschluß zu auf die Anordnung des Protoplasma in dieser Siebröhre, nämlich den Rückschluß, daß das Zytoplasma hier nicht in Form eines Binnenschlauches vorhanden ist, sondern das Lumen eine Menge Vakuolen bildend kreuz und quer durchzieht. Ähnliche Bilder sah ich häufiger als bei Cucurbita bei alten Siebröhren von Trapa natans (Fig. 29), während Beobachtungen an Cyperus Papyrus auf einen protoplasmatischen Wandbelag schließen lassen, der durch Plasmolyse besser sichtbar geworden ist (Fig. 29 a)

V. Kern.

Die Siebröhrenzelle soll bekanntlich kernlos sein, trotzdem lebendes Protoplasma in ihr vorhanden ist. Der Fall nun, daß Zellen ohne Kern existieren, ist außerordentlich selten. Es dürfte eine durch genügende Tatsachen erhärtete Theorie sein, daß kein lebendes Protoplasma ohne Kern und kein Kern ohne Protoplasma längere Zeit existenzfähig ist (vgl. u. a. vor allem K. Gruber 1912, XXV, 316).

Sehen wir ab von Beggiatoa mirabilis und den Cyanophyceen, bei denen bis jetzt kein Kern nachgewiesen werden konnte, bei denen aber andererseits niemand zweifeln dürfte, daß ein Kern in irgendeiner Form vorhanden ist, so kommen nur noch Modderula Hartwigi (Lauterborn 1898), apyrene Spermien von Pygaera bucephala (Heidenhain 1907, I, 63) (Meves 1902, LXI, 62), und schließlich die Erythrozyten der höheren Säugetiere als kernlose Zellen in Betracht. Was das Achromatium (Modderula) betrifft, so ist dessen Kernlosigkeit noch nicht bewiesen. Daß kein Kern gesehen wurde bisher, dürfte an den reichlichen ergastischen Gebilden liegen, die diesen eigenartigen Organismus anfüllen. Nach Schewiakoff (1893, cf. Hertwig l. c. 49) finden sich im Körper von Achromatium stark färbbare Körner zerstreut, die er für Chromatin hält und die sich auch durch Teilung vermehren sollen. Die kernlosen Spermien von Pygaera sind vielleicht nur kurzlebige Zellen, die funktionslos sind, wenigstens konnte nicht festgestellt werden (Meves l. c.), daß sie am Befruchtungsprozesse teilnehmen. Gehen wir noch kurz auf die roten Blutkörperchen ein, so finden wir, daß die umfangreiche einschlägige Literatur sich keineswegs klar ist über die Natur der Erythrozyten und damit also auch nichts Sicheres ausgesagt werden

kann über die eventuelle Kernhaltigkeit. Ja, es ist nach den Kontroversen in der medizinischer und zoologischen Literatur fraglich, ob die Erythrozyten der Säuger überhaupt dem Zellbegriff noch zu unterstellen sind! So bemerkt Weidenreich (1911, 27): „Die Erythrozyten sind als Zellen aufzufassen, deren Inhalt homogenisiert und verflüssigt ist, und deren peripherer Teil sich zu einer besonderen Hüllschicht differenziert hat“ („Membranumhüllte Flüssigkeitsblasen“). Hertwig schreibt zu dieser Frage (1912, 47) in seinem Kapitel über kernlose Mikroorganismen: „Man wird mir vielleicht die roten Blutkörperchen der Säugetiere entgegenhalten. Freilich fehlt bei ihnen ein Kern, es fehlt ihnen aber ebensogut das Protoplasma und es läßt sich mit guten Gründen die Ansicht verfechten, daß die Blutscheibe der Säugetiere nicht den Wert von Elementarorganismen besitzen, sondern nur die Umwandlungsprodukte oder Bildungsprodukte ehemals vorhandener Zellen sind.“

Von anderer Seite sind dagegen gewichtige Gründe geltend gemacht für die Lebendnatur der Erythrozyten, also mithin für ihren Aufbau aus Protoplasma. So macht Pütter (1912, 363) im Vergleich zu den Siebröhren die Bemerkung: „Wir haben es also hier im ausgebildeten Zustand mit langen Röhren zu tun, die mit einem kernlosen überlebenden Plasmanetz ausgekleidet sind. Daß hier kernloses Plasma zum Stofftransport benutzt wird, erinnert an die Verwendung der roten Blutkörperchen zu ähnlichen Funktionen, bei denen bei den Säugetieren auch die Kerne schwinden, während das kernlose Zellrudiment im Verband des Organismus noch lange vitale Funktionen geübt.“ Und an anderer Stelle (l. c. 373) führt Pütter aus: „Wir werden der Bedeutung der roten Blutkörperchen nicht gerecht, wenn wir sie nur als Sauerstoffüberträger auffassen. Daß diesen Gebilden noch andere Funktionen zukommen können, lehrt die Tatsache, daß die Leptocephaliden (die jungen marinen Aale) homogene Zellen besitzen, die sonst im Wirbeltierblut Träger des Hämoglobins sind, daß diese Zellen aber keine Spur von Hämoglobin enthalten. Erst bei der Metamorphose des Leptocephalis zum Monté-Aal erfolgt das Erröten der Blutkörper, wie man in Analogie zum Ergrünen der Chromatophoren etiolierter Pflanzen sagen könne. — Eine vergleichende Systematik der zelligen Elemente des Blutes zu geben, ist um so weniger möglich, als die Einteilung der Elemente des Wirbeltierblutes noch kaum über eine Erkennungssystematik hinausgekommen ist, die nur wenig Einblick in die Funktionen dieser Zellen gestattet.“

Fränkel weist auf die Atmung hin (1911, 22): „Kernlose Erythrozyten zeigen einen oxydativen Stoffwechsel, beim Menschen ist

er nicht sicher nachweisbar, dagegen ist er groß beim Blut von jungen Kaninchen und der O-Bedarf geht parallel der Polychromatie der Erythrozyten. Kernhaltige Erythrozyten der Vögel konsumieren Sauerstoff sehr erheblich, bei den kernlosen Zellen tritt die Größe der Sauerstoffatmung parallel der Basophilie, d. h. der Jugend der Zelle ein".

Aus kernlosen roten Blutkörperchen soll ein Nukleoproteid hergestellt worden sein (nach Zacharias, 1910, 85). Ruzicka ließ auf die roten Blutkörperchen erwachsener Meerschweinchen künstlichen Magensaft einwirken, das Stroma wurde nicht angegriffen, was ebenfalls für den Nukleingehalt des Stromas spricht (1907, 491). Das Vorhandensein von Nukleoproteiden ließe dann wieder auf Protoplasma zurückschließen. Bechhold (1912, 491) stellt sich vor, daß das Stroma ein schwammartiges Gerüst fibrinöser Natur ist, „das Stroma ist vollgesogen mit einer salzartigen Eiweislösung, hauptsächlich Hämoglobin, und besitzt eine ganz dünne Lipoidhaut als Hülle". Die vielen physikalisch-chemischen Daten, die wir besitzen (vgl. Höber 1912), verhelfen uns ebenfalls nicht unbedingt zu der Auffassung, daß die Erythrozyten lebendig sind. Denn man könnte sich alle diese Eigenschaften (Hämolyse, osmotische Druckäußerungen, Kataphorese usw.) auch ebensogut für ein totes Kolloidsystem vorstellen.

Da nun die Frage, bestehen die roten kernlosen Blutkörperchen der Säuger aus lebendem Protoplasma, nicht zu beantworten ist (höchstens der Nukleoproteingehalt der Blutkörperchen könnte für die Protoplasmanatur des Stromas herangezogen werden), so können sie auch nicht als ultimum refugium für die Existenz kernloser lebender Zellen dienen, und noch weniger können sie deshalb auch mit den Siebröhren, wie das Pütter tat, verglichen werden. Es bleiben also tatsächlich als scheinbar kernlose Zellen mit sicher vorhandenem lebenden Protoplasma nur die Siebröhren allein übrig.

In der fertigen Siebröhre soll der Kern verschwunden sein. Der Zeitpunkt des Verschwindens wird von den Autoren verschieden angegeben, übereinstimmend lauten aber die Angaben darüber, daß der Kern noch während des Entwicklungsstadiums selbst desorganisiert wird. Die ersten derartigen genaueren Angaben scheint Wilhelm (l. c. 17) gemacht zu haben. Er sagt anläßlich der Schilderung der Entwicklung von Vitissiebröhren: „Die angegebenen Veränderungen vollziehen sich in dem noch selbständigen Siebröhrengliede, also bevor dieses mit seinen Nachbaren in offene Kommunikation getreten ist. Während derselben ist der Kern verschwunden. Für den Zeitpunkt dieses Verschwindens konnte ich in der Physiognomie des Zellinhaltes keinerlei

Anhaltspunkte finden". An anderer Stelle heißt es bei demselben Autor: „Während dieser Differenzierung ist der anfänglich noch vorhandene Zellkern auf eine nicht näher untersuchte Weise verschwunden. Ob der Zeitpunkt dieses Verschwindens einem fixierbaren Entwicklungsstadium des übrigen Zellinhaltes entspricht, muß einstweilen dahingestellt bleiben. Die beschriebenen Veränderungen gehen in dem noch ringsum geschlossenen Siebröhrengliede vor sich" (Vitis). Und weiter über Cucurbita (l. c. 42): „Über die Art und Weise und den Zeitpunkt seines Unsichtbarwerdens wurde näheres nicht ermittelt."

Kaller (1882, 28 und 34) gibt an für Urtica urens: „Bereits bei einer Länge von 0,03 mm hatten die Siebröhrenzellen ihren Kern verloren; die Siebplatten waren bereits ausgebildet und der Inhalt bestand außer dem Protoplasmaschlauche aus einem Schleimstrange, welcher in der gewöhnlichen Form entwickelt war, meist aber nach der einen Platte hin dichter erschien, als nach der anderen."

Emil Schmidt (1882, 461) schreibt: „Die Kerne jener durch Größe ausgezeichneten Siebröhren — Victoria regia — beginnen in einer Zeit zu schwinden, in welcher die charakteristische Zeichnung der Wand bereits ausgebildet ist. Die Auflösung des Kernes ließ sich im einzelnen verfolgen. Sie trat nicht etwa unter Aufquellen gleichzeitig durch die ganze Masse ein, sondern ging schrittweise von einer Seite aus vor sich. Während das große Kernkörperchen sich mit Hämatoxylin wie gewöhnlich färbte, und scharf gegen das Plasma abhob, war es unmöglich, auf der anderen Seite mehr eine Grenze gegen das Plasma zu erkennen. Nur die Hälfte des Kernes zeigte noch die charakteristische Tinktion. Nach dem vollständigen Schwinden des Kernes wächst das Siebröhrenglied nicht nur noch um ein Beträchtliches, sondern man trifft auch darin nicht selten ein Plasmanetz an."

Zacharias suchte das Verschwinden des Kernes zu erklären (1884, 72, Anm.), indem er es in Zusammenhang brachte mit der alkalischen Reaktion des Siebröhrensaftes, „speziell seinen Gehalt an phosphorsaurem Kali". Dazu bemerkt aber Strasburger (1891, 291): „Das Schwinden des Zellkernes kann nicht, wie Zacharias annehmen möchte, mit der alkalischen Reaktion des Siebröhrensaftes speziell seinen Gehalt an phosphorsaurem Kali zusammenhängen, denn es war mir möglich, Längsschnitte von Cucurbita tagelang in dem aus den Siebröhren herausgetretenen Safte mit unverletztem Zellkern am Leben zu erhalten."

Alfred Fischer führt zu der Kernfrage folgendes aus (1886, 14): „Kurz vor oder nach der Öffnung der Siebplatte vollzieht sich mit dem Inhalt der Siebröhre eine sehr wichtige, bisher nicht beachtete Ver-

änderung. Die Schleimtropfen verschwinden und werden in dem Zellsafte zu einer klaren, beim Erhitzen gerinnenden Flüssigkeit, gelöst. Es hat sich Siebröhrensaft gebildet. Jetzt ist auch der Zellkern verschwunden. Wahrscheinlich wird er zugleich mit den Schleimtropfen gelöst. Der Siebröhreninhalt hat seine definitive Beschaffenheit erreicht, er besteht aus einem zarten protoplasmatischen Wandbelage und dem gerinnbaren Siebröhrensaft.“ Dagegen sagt Fischer von Urtica (l. c. 15): „Der Zellkern verschwindet allem Anschein nach bei Urtica nicht vollständig. Als Rest desselben möchte ich ein kleines scheibenförmiges Gebilde deuten, welches fast in allen aktiven Siebröhren von Urtica, bald an einer Siebplatte, bald anderswo liegend, vorkommt, und seinen Reaktionen nach als Schleim aufzufassen ist. Sicher kann ich nicht entscheiden, daß hier ein Rest des Zellkernes vorliegt. Die Gestalt des fraglichen Gebildes hat mich zu dieser Vermutung geführt.“ Hierzu bemerkt Zacharias (1895, 225): „Auch Fischer hat in den Siebröhren von Urtica dioica einen Körper gefunden, von dem er vermutet, er sei ein Rest des Zellkernes. Ich halte das nicht für wahrscheinlich. Die Zellkerne von Urtica ähneln im Bau sehr jenen von Cucurbita. Nach Färbung mit Diamant-Fuchsin-Jodgrün zeigen sie rote und kleine blaue oder violette Nukleinkörper, welche einem roten Gerüst eingebettet sind. Die Körper in den Siebröhren hingegen, welche nach Fischers Vermutung Kernreste sein sollen, färben sich rot, wie die Inhalte der Siebröhren und lassen keinerlei an Kerne erinnernde Strukturen erkennen. Nach Erwärmen von Alkoholmaterial in Essigkarmin treten in den Zellkernen die Nukleinkörper sehr scharf hervor, während in den fraglichen Gebilden der Siebröhre ein bräunlich rotgefärbter homogener Inhalt von einer farblosen doppelt konturierten Wandung unterschieden werden kann. Die Siebröhrenkörper Fischers besitzen somit nicht die mindeste Ähnlichkeit mit dem Zellkern von Urtica. Daß sie dennoch aus solchen hervorgehen können, ist sehr wohl möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich.“

Lecomte kommt nach seinen Beobachtungen zu dem Schlusse (1889, 284): „L'absence de noyau dans les tubes en activité n'est pas un fait absolument général, puisque nous l'avons retrouvé plusieurs fois chez le Cucurbita maxima, l'Impatiens japonica, le Vitis Labrusca, etc.; Le mode de disparition du noyau que nous avons indiqué plus haut, montre bien que si le noyau fait habituellement défaut comme corps figuré dans les tubes criblés, sa substance ne disparait cependant pas complètement; elle parait plutôt se disséminer dans le protoplasme; l'absence même de toute trace de noyau dans les tubes criblés ne

prouverait pas que ce sont des éléments morts, car presque toujours le protoplasme pariétale communique avec le protoplasme des cellules-compagnes par des cribles situés sur les parois longitudinales. Or le protoplasme des cellules-compagnes étant manifestement vivant, il n'est guère admissible que celui des tubes soit mort, puisque' il communique avec le premier." Lecomte macht noch folgende spezielle Angaben (l. c. 277): Vitis vinifera. Der Kern scheint zu verschwinden während der Entwicklung des Inhaltes zu Schleim, „peutêtre sa substance propre s'est-elle simplement dispersée dans le protoplasme."

Cucurbita maxima. Während der Umbildung des Siebröhreninhaltes wird der Kern unsichtbar; „en meme temps le noyau perd peu a peu la propriété de fixer les matières colorantes et bientôt on ne peut plus le mettre en évidence, cependant j'ai réussi à le retrouver, niché dans le protoplasme pariétal de quelques tubes en pleine activité."

Impatiens japonica. „De plus, il n'est pas très rare de rencontrer un ou plusieurs noyaux en forme de fuseau, dans le protoplasme pariétal des tubes en pleine période d'activité."

Lappa tomemtosa. „Le noyau éclate et sa substance ne forme plus qu'une bande irréguliere dans le protoplasme pariétale. Dans beaucoup de tubes il reste un noyau distinct pedant longtemps, mais se colorant cependant moins fortement que ceux des éléments voisins."

In den schon verschiedentlich herangezogenen Leitungsbahnen von Strasburger (1891) finden sich auch über das Verschwinden bzw. das Fehlen des Kernes in den Siebröhren eine ganze Anzahl Notizen.

Zunächst schildert Strasburger die Verhältnisse bei einigen Gymnospermen, die wegen des merkwürdigen Zerfalls des ursprünglichen Kernes in zwei und vier Stücke besonderes Interesse beanspruchen (l. c. 68). „In den jüngeren Siebröhren schwinden die Zellkerne zu der Zeit, wo die Bildung der Siebtüpfel im Gange ist. Dabei schrumpfen diese Zellkerne entweder zusammen und werden stark lichtbrechend vor ihrem Zerfall, oder sie verlieren ihren Inhalt und erscheinen wie Blasen, die sich weiterhin desorganisieren. Das letztere kann man bei der Lärche beobachten." Ferner sagt Strasburger von der Araucarie (85): „Die jungen Siebröhren hatten zwei bis vier Zellkerne, die sich mehr oder weniger gleichmäßig im Lumen der Siebröhre verteilt zeigten, aufzuweisen. In den reifenden Siebröhren waren die Kerne nur noch undeutlich konturiert, zu großen, annähernd homogenen schwach lichtbrechenden, von Anilinblau blaß gefärbten Gebilden angeschwollen."

Von den Angiospermen gibt Strasburger ebenfalls für eine Anzahl von Objekten das Verschwinden des Kernes an. So von Robinia pseudacacia (l. c. 194). „Während der Größenzunahme schwellen die Schleimkörper im allgemeinen ellipsoidisch an und rücken samt ihren Suspensionsfaden von dem protoplasmatischen Wandbelag weg. Inzwischen schwindet der Zellkern und nimmt der plasmatische Wandbelag des Siebröhrengliedes äußert stark ab.“ Ferner bei Vitis (249). „Der Zellkern schwindet bald nach Beginn der Ausbildung.“ Und bei Cucurbita (289). „Daß die Zellkerne der Glieder aufgelöst werden, bevor dieselben den fertigen Zustand erreicht haben, ist leicht festzustellen. Lecomte will in einzelnen Fällen bei Cucurbita, Vitis, Impatiens, Macropiper in den Gliedern fertiger Siebröhren noch den Zellkern wiedergefunden haben, doch sind das Ausnahmefälle, denen weiter keine Bedeutung beizulegen ist.“ — Von Zea Mays heißt es (361): „In den 14 cm hohen Internodien hatten die Siebröhren ihren Zellkern meist eingebüßt, und ihr Protoplasma war auf einen dünnen Wandbelag reduziert“.

Eingehend hat dann Zacharias (1895) die Veränderung der Siebröhrenkerne während des Wachstums der Zelle studiert. Seine Angaben folgen hier in extenso (223): „Unter sich gleichartig scheinen sich die Kerne der Siebröhren und Gefäßglieder zu verhalten. Haben diese Kerne eine gewisse, für verschiedene Zellen differente Größe erreicht, so nehmen die Nukleolen an Masse absolut mehr und mehr ab. Vom Gerüst läßt sich dasselbe nicht mit Sicherheit allgemein behaupten. Jedenfalls ist, nachdem die Kerne ein gewisses Größenmaß erreicht haben, eine prozentische Abnahme des Volumens an Gerüstmasse dem Kernvolumen gegenüber festzustellen. Das bezügliche Verhalten der Nukleinkörper steht nicht fest, doch scheint eine Abnahme der Masse der einzelnen Körper zu erfolgen.“ — „Die Abnahme der Nukleolarmasse in den Siebröhrenkernen scheint sehr rasch in dem Stadium der Siebröhrenentwicklung stattzufinden, welches dem Stadium mit isoliert im Wandbelag des jungen Siebröhrengliedes auftretenden Schleimtropfen nachfolgt. Noch in dem Stadium mit Schleimtropfen wurden Kerne, wie sie die Fig. 9 und 22 zeigen, beobachtet. Diese Figuren sind nach Schnitten aus Alkoholmaterial, welche in Alkohol liegend untersucht wurden, gezeichnet. In dem Kern Fig. 22 war das Gerüst so dicht, daß die Nukleinkörper in dem Alkoholpräparat ohne weiteres nicht zu erkennen waren. In späteren Stadien der Siebröhrenentwicklung gelingt es überhaupt nicht oft, etwas vom Kern zu sehen. Stets erscheint dann der Kern in allen Teilen sehr substanzarm.“ Weiter gibt

Zacharias an, daß die Nuklearmasse abnimmt, wie auch das Kerngerüst substanzärmer wird (l. c. 224). An den Siebröhrengliedern mit den zuletzt geschilderten substanzarmen Kernen wurden Siebplatten erkannt, ob dieselben aber Perforationen besaßen, blieb zweifelhaft. Wo sich Perforationen mit Sicherheit beobachten ließen, wurden keine Kerne aufgefunden, auch nicht in Material, welches nach Fischer durch ein Abkochen ganzer unverletzter Pflanzen, welche darauf in absoluten Alkohol gelangten, gewonnen waren." — Zacharias schließt diesen Teil seiner Arbeit mit dem Bemerken: „Übrigens ist es sehr wohl möglich, daß die Siebröhrenkerne trotz der gegenteiligen Angaben der meisten Autoren allgemein erhalten bleiben. Kerne mit sehr zartem Gerüst, bis zum Verschwinden verkleinertem Nukleolus und winzigen weit von einander liegenden Nukleinkörperchen, wie ich sie bei Siebröhrengliedern in fortgeschrittenen Stadien der Entwicklung vorfand, werden sich in den ausgebildeten Siebröhren der Wahrnehmung entziehen können".

Bei Shaar (1898, 1051) finde ich noch eine interessante hierhergehörige Bemerkung über das Vorhandensein des Kernes in Siebröhren des Floralpolsters von Rafflesia Rochussenii. „Stets" — so schreibt Shaar — „sind auch die ausgewachsenen Siebröhren des Floralpolsters, auch solche mit Kallusbelegen, noch im Besitze ihrer Zellkerne, die jedoch deutlich eine mehr oder minder vorgeschrittene Fragmentation erkennen lassen. Die Kerne sind geschrumpft und kleiner als die übrigen Kerne des Floralpolsters, gleichmäßig stark lichtbrechend und besitzen tiefe bis in die Mitte gehende Einkerbungen."

Die Methode, die die Autoren anwendeten, den Siebröhrenkern zu studieren, ist meist nicht näher angegeben. Es dürften immer Handschnitte durch Alkoholmaterial zur Beobachtung gekommen sein. Ob Längsschnitte oder Querschnitte ist nicht erwähnt, die Mehrzahl scheint mit Längsschnitten gearbeitet zu haben, wie wenigstens aus den Abbildungen hervorgeht (z. B. bei Wilhelm und Lecomte). Zacharias verwendete Alkoholmaterial von Cucurbita Pepo, das er auf Handschnitten (längs?) in Alkohol untersuchte, oder in Kanadabalsam liegend betrachtete (l. c. 221). „In Alkohol untersucht wurden die Kerne von jungen Siebröhrengliedern, Geleit- und Rindenparenchymzellen; nach Einwirkung einer Mischung von Fuchsin-S. und Methylenblau auf Schnitte, welche nach Extraktion mit Alkohol 24 Stunden mit künstlichem Magensaft behandelt worden waren, um darauf wieder in Alkohol zu gelangen. — In Präparaten, welche aus Alkohol nach 24stündiger Einwirkung von 0,3% Salzsäure, durch Färbung mit Fuchsin-S., Methylenblau,

sukzessive Behandlung mit Wasser, Alkohol, Xylol und Einschluß in Kanadabalsam gewonnen worden waren."

Die eigentlichen Bilder bei Zacharias, auf die es ankommt, nämlich aus den alten Siebröhren von Cucurbita Pepo, „sind nach Schnitten aus Alkoholmaterial, welche, in Alkohol liegend, untersucht wurden, gezeichnet" (Taf. IV und VI, Fig. 22, 23, 24, 25).

Daß aber die Methode der Handschnitte, insonderheit bei Verwendung von Längsschnitten, zur sicheren Entscheidung der Frage, ob überhaupt ein Kern in der Siebröhre vorhanden ist, durchaus unzulänglich sein muß, ergibt sich schon aus folgenden Überlegungen: Die Siebröhren haben eine beträchtliche Länge — z. B. Cucurbita Pepo bis ca. 2000 μ, Trapa natans bis ca. 800 μ, Victoria regia bis ca. 3000 μ, alles Messungen aus Serienlängsschnitten von 10 μ Dicke. — Führt man nun Handlängsschnitte aus, so erhält man immer Ausschnitte aus der Gesamtröhre, selten die ganze Siebröhre gleichmäßig längs getroffen. Ferner sieht man de facto einmal in einer solchen angeschnittenen Röhre einen Kern, so ist es meist schwierig zu behaupten, er gehöre der Siebröhre selbst an und nicht etwa einer darunterliegenden und durchscheinenden Parenchymzelle. Andererseits macht man Handquerschnitte, so ist leicht ersichtlich, mit wieviel Wahrscheinlichkeit man einen Kern zu Gesicht bekommen wird. Nehmen wir als Beispiel eine Siebröhre (Cucurbita Pepo) von 1000 μ Länge, so wären im ungünstigsten Falle, wenn nämlich beide Kerne an den äußersten Querwänden lägen, 2000 μ zu durchschneiden, bis zu jeder Zelle der zugehörige Kern getroffen wäre. Dabei ist aber obendrein noch Voraussetzung, daß kein Schnitt verloren gegangen ist, eine Forderung, die mit Handschnitten niemals zu erfüllen ist, ganz abgesehn von dem wechselnden Ausfalle der einzelnen Schnitte. Die einzige Methode, die als exakt übrigbleibt, ist, so umständlich sie auch erscheint, die der Mikrotomquerschnittserien. Es mußte gefordert werden, daß eine Siebröhre von Querwand zu Querwand in Schnitte zerlegt wird, und von der jeder Schnitt durchmustert wird. Es ist natürlich möglich — und geschieht tatsächlich auch bei großlumigen Zellen wie Victoria regia — daß hier und da ein Kern aus der Zelle herausgerissen wird durch das Messer oder beim Färbeprozeß verloren geht. Man muß deshalb eine ganze Anzahl Siebröhren einer genauen Beobachtung unterziehen, in der Art, daß man jedesmal von einer Querwand im Querschnitt ausgeht, diese zeichnet, und nun in sämtlichen anderen Querschnitten dieselbe Siebröhre aufsucht, bis zur zweiten Querwand. Man muß dann — gute Fixage, glückliche Färbung, unverletzte Schnitte vorausgesetzt — den

Kern mit Sicherheit finden können. Bei der erstmaligen Untersuchung nach dieser Methode mußten notgedrungen alle negativen Ergebnisse — Fehlen eines Kernes — als nicht beweisend angesehen werden aus den oben angeführten Gründen. Erst der positive Ausfall, Vorhandensein des Kernes, läßt keinen Zweifel mehr zu. Das Fehlen eines Kernes in einer Zelle ist eben nicht ein vollkommener Beweis dafür, daß tatsächlich kein Kern darin vorhanden ist, er kann nicht gefärbt sein, er kann herausgerissen sein, optisch leer sein usw.; ist aber ein Kern vorhanden, so kann das schlechterdings keine Täuschung sein.

Es ist deshalb auch die Art der Fixage von Wichtigkeit. Die Autoren haben zumeist mit Alkoholmaterial gearbeitet, Zacharias wandte einmal auch gebrühtes Material an (Cucurbita). Bei der bekannten Labilität des Siebröhreninhaltes und der Empfindlichkeit des Protoplasten gibt es eine ideale Fixage überhaupt nicht. Immerhin habe ich noch die befriedigensten Resultate erhalten, wenn ich am Stamm mit starker Flemmingscher Lösung fixierte, in der Art, daß ich zuvor die epidermale Schicht vorsichtig mit einem scharfen Messer abschabte, dann einen Glaszylinder (Fig. 30) über die so präparierte Stelle schob, diesen mit Hilfe von zwei halbrunden Korkstückchen mit Wachs wasserdicht am unteren Ende verschloß und dann in den Zylinder die Fixierflüssigkeit goß. So wurden die Siebröhren im Verlaufe von 24—48 Stunden fixiert. Man vermeidet auf diese Art, daß durch Anschneiden der Inhalt sich spontan kontrahiert. Neben Flemmingscher Lösung wurde noch Sublimat-Alkohol, Carnoysche Flüssigkeit, Juelsche Flüssigkeit und absoluter Alkohol angewandt. Carnoy- und Sublimatalkohol erwiesen sich manchmal ganz brauchbar, ich habe aber weiterhin stets Flemming vorgezogen. Daß man bei allen Fixagen, mögen sie noch so „gut" sein und noch so vorsichtig zur Anwendung gelangen, trotzdem mehr oder weniger dem Zufall ausgeliefert ist, wurde mir frappant ersichtlich aus einem Falle bei Trapa natans. Hier versagte aus irgendeinem Grund

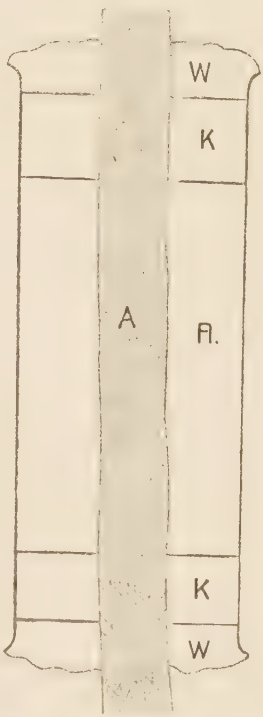

Fig. 30. Vorrichtung für das Fixieren am Stamm. *A* Achse (z. B. Cucurbita), *Fl* Fixierflüssigkeit, *K* Kork, *W* Wollfettverschluß.

die Flemmingsche Fixage, dagegen ergab das dann aushilfsweise genommene Alkoholmaterial (80%) günstige Resultate (vgl. S. 40).

Die fixierten Objekte wurden auf die übliche Weise (Alkoholstufen, Chloroformalkohol, Chloroform, Chloroformparaffin, Paraffin) eingebettet und mit dem Rotationsmikrotom von Minot Bänder hergestellt. Hierbei wurde mit peinlichster Sorgfalt darauf geachtet, daß kein Schnitt verloren ging. Es waren je nach Länge der Siebröhren und der Dicke der Schnitte (5—10 μ) 500 und mehr einzelne Schnitte nötig, die zu je 50 auf die Objektträger gebracht wurden. Gefärbt wurde mit Anilinblau, Safranin, Gentianaviolett-Orange-Safranin, Heidenhain, Hämalaun und mit Methylgrünfuchsin.

Die einzelnen Färbeverfahren waren folgende:

1. Anilinblau. Dauer der Färbung 24 Stunden. Kurz in Wasser abschwenken, auf dem Thermostaten trocknen lassen, weil beim sonst üblichen Entfernen des Wassers durch Alkohol die Färbung zu stark angegriffen wird; dann direktes Übertragen in Xylol und Einschließen in Kanadabalsam.

2. Gentianaviolett-Orange-Safranin. Safranin in 0,5% alkoholischer Lösung (95%). 2 Tage. Nur Abtropfen lassen, dann übertragen in Gentianaviolett (1%) 2—5 Stunden. Differenzieren mit absolutem Alkohol, darauf langes Nachdifferenzieren mit Nelkenöl-Orange bis 20 Minuten. Xylol, Kanadabalsam.

Hämatoxylin-Heidenhain in der Mevesschen Modifikation; es wurde entsprechend der „Mitochondrienfärbemethode“ verfahren (Meves 1904, Lewitzky 1910), da sich dieses ursprünglich für den Nachweis der „Mitochondrien“ ersonnene Verfahren (vgl. E. W. Schmidt 1911) sehr gut zur Kernfärbung eignet.

3. Hämalaun. 48 Stunden, dann 2 Stunden in schwach alkalischem Wasser. Alkoholstufen, Xylol, Kanadabalsam.

4. Safranin in absolutem Alkohol, 0,5%. 2 Tage. Kurz abspülen mit absolutem Alkohol, Xylol, Kanadabalsam.

Trapa natans.

Trapa natans ist für die Zwecke des Kernnachweises ein sehr geeignetes Objekt. Sie hat weite Siebröhren, wenig und dünnflüssigen Inhalt. Überdies sind ihre Siebröhren nach Lage und Aussehen so wohl charakterisiert, daß bei der Verfolgung von einzelnen Siebröhren in Serienquerschnitten ein Irrtum schlechterdings ausgeschlossen ist durch Verwechslung mit anderen Siebröhren oder gar Parenchymzellen.

Der Bau von Trapa natans ist bekannt (Solereder 1899, 421; Grosse 1895, 10). In bezug auf die Siebröhren bemerkt Grosse (l. c. 11): „Gegenteilig zum Xylem ist das Phloëm sehr bedeutend ausgebildet, sowohl innerhalb als auch außerhalb der Gefäße finden sich zahlreiche Siebröhrenbündel, also in bikollateraler Anordnung. Dieselben fallen sofort durch ihre sechseckige Form, ihr weites Lumen und ihre deutlich erkennbaren Siebplatten auf. Jede dieser Siebplatten ist umgeben von länglichen quadratischen, auf dem Längsschnitt sehr englumigen und dünnwandigen Geleitzellen und dünnwandigen Phloëmparenchym, welches Sanio und Nägeli mit dem Namen Kambiform belegt hat.“ Die Siebröhren bilden zwei konzentrische Ringe isolierter Zellen, hier und da liegen einmal zwei Siebröhren aneinander. Zwischen den beiden Siebröhrenringen befindet sich ein Ring reduzierter Gefäße. Ich habe im wesentlichen die inneren Siebröhren untersucht, die beträchtlich größer sind als die äußeren (Fig. 31).

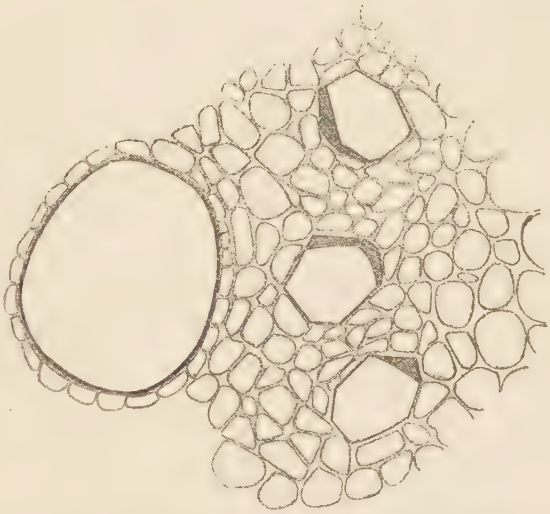

Fig. 31. Stück der zentralen Partie von Trapa natans mit drei inneren Siebröhren nebst ihren Geleitzellen. (Gez. mit Zeichenapparat, Obj. D und Ok. 2.)

Zunächst wurden Schnitte durch den oberen Teil der Achse von Trapa natans ausgeführt (ca. 6 cm unterhalb der Blattrosette). Mit Flemming oder auch Eisessig wurden die Mikrotomserienschnitte fixiert (5—10 μ; Durchmesser der Schnitte in Kanadabalsam gemessen 0,75 bis 1,2 mm). In allen Siebröhren konnte der Kern nachgewiesen werden. Seine Lage war eine wechselnde, bald lag er der Wand an, von einem zarten Plasmasaum überzogen, der sich über die Membran hin fortsetzte (Fig. 32), dann wieder lag er in der Mitte, aufgehängt in einem Plasmafadengerüst. Seltener fand er sich eingebettet in größeren Mengen Plasmas (Fig. 33).

Von Querwand zu Querwand waren 20—30 Schnitte (Schnitt 10 μ) zu durchmustern, also hatte die Siebröhre eine Länge von 200—300 μ.

Der Querwand aufliegend wurde der Kern höchst selten gefunden, zumeist fand er sich im oberen oder unteren Teile der Zelle. So bei einer Beobachtung im 19. Schnitt, die Querwand trat im 26. Schnitt auf (Fig. 34 a—d); in einem anderen Falle war der Kern im 8. Schnitt, die Querwand im 24. Schnitt, oder auch der Kern befand sich im 6. Schnitt, die Querwand etwas schräg liegend im 29. und 30. Schnitt.

Der Nukleus stellt einen großen, grobmaschigen Kern vor mit auffällig großem Nukleolus (Taf. I, Fig. 5). Der Kern ähnelt in seiner Struktur den Parenchymkernen, unterscheidet sich jedoch von diesen durch die Größe des Nukleolus; die relative Größe des Siebröhrenkernes dürfte der des Parenchymkernes entsprechen. Während die Tinktionsfähigkeit von Siebröhrenkern und Parenchymkern gleich er-

Fig. 32. Trapa natans. Siebröhre mit Kern. (Mikrotomserienschnitt. Flemming fixiert. Hämalaun. Gez. mit Zeichenapparat. Obj. E und Ok. 4.)

Fig. 33. Trapa natans. Siebröhre mit Kern. (Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 32.)

schien, färbte sich der Geleitzellkern wesentlich intensiver. Verschiedentlich war der Nukleolus des Siebröhrenkernes vakuolisiert.

Da diese Siebröhren noch nicht ganz ausgewachsen waren, so wurden noch alte Achsen zur Untersuchung herangezogen. Ohne Zweifel waren aber auch schon die „jungen“ Siebröhren in voller Funktion, denn die Querwände waren ausgebildet. Überdies mußten die Siebröhren als voll aktiv angesehen werden, obgleich sie noch wuchsen, weil sie sich etwa 6 cm unter einer Blattrosette befanden, die eine ganze Anzahl kräftig wachsender Blätter besaß. Man kann also nicht sagen, die Siebröhren hätten noch ihren Kern, da sie noch nicht als aktive Siebröhren anzusehen seien.

Es wurden also auch noch alte Siebröhren, d. h. vollständig ausgewachsene Siebröhren untersucht. Da die Siebröhren in diesem Falle

500—800 μ lang waren, so mußten 50—80 Schnitte durchmustert werden, um den Kern mit Sicherheit aufzufinden. Aber auch in diesem Falle gelang es, den Kern nachzuweisen. Auch hier war wieder die Lage des Kernes keine konstante, im unteren oder oberen Drittel der Siebröhre scheint solches das häufigste zu sein. Der Kern (Taf. I, Fig. 6 u. 7) ist vollständig normal, wieder mit großem Nukleolus, wenn auch nicht

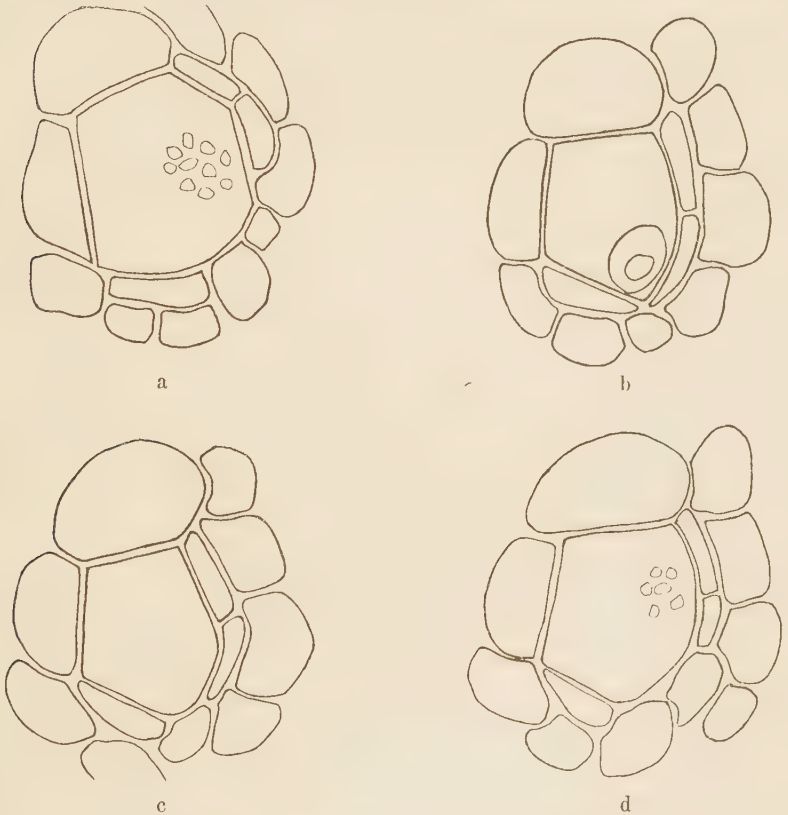

Fig. 34a—d. Trapa natans. Siebröhre. (Mikrotomserienquerschnitte. Vier Bilder aus einer Serie von Querwand zu Querwand. a) Obere Querwand; b) der Kern (im 19. Schnitt); c) 22. Schnitt; d) 26. Schnitt, untere Querwand. Behandlung und Zeichnung wie bei Fig. 32.)

so auffallend wie bei den jüngeren Siebröhrenkernen. Er findet sich meist der Wand anliegend, von einer feinen Schicht Protoplasma bekleidet. In der Tafelfig. 6 ist deutlich zu sehen, wie sich infolge von Kontraktion bei der Fixage die Plasmamasse, in welcher der Kern liegt, abgehoben hat. Es ist übrigens beachtenswert, daß sich bei diesem älteren Objekte der Kern bei dem von mir verschieden fixiertem

Material nur nachweisen ließ in den Siebröhren von solchen Pflanzen, die als ganze Pflanzen in 80 % igen Alkohol eingelegt worden waren. Mit Flemming fixierte abgeschnittene alte Achsen (Fixage an der ganzen

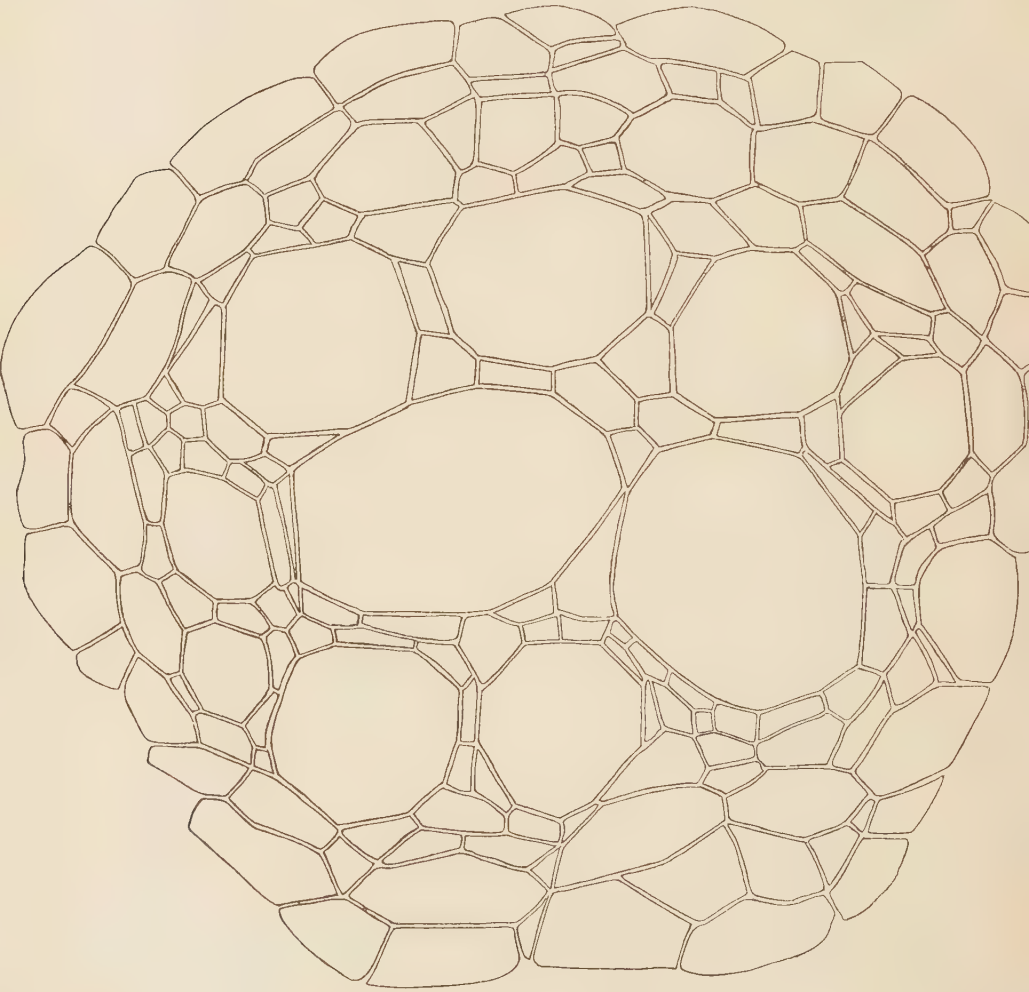

Fig. 35. Victoria regia. Siebteil. (Die sehr weiten Siebröhren sind umgeben von einer Lage schmaler Geleitzellen, mit wenigen dazwischenliegenden kleinlumigen Parenchymzellen.)

Pflanze, wie ich es besonders bei Cucurbita gemacht habe, war hier nicht angewendet worden) wiesen auffälligerweise keinen Kern auf, weder in den Siebröhren, noch in den Parenchymzellen. Es zeigte sich hier wieder einmal zur Evidenz, wie launisch alle Fixage ist.

In der gleichen Weise wie die Siebröhren von Trapa natans wurden die von Victoria regia untersucht. Die Achse von Victoria regia eignet sich vortrefflich für unsere Zwecke, da auch hier wiederum die Siebröhren als solche unverkennbar und sehr groß sind. Zudem lassen sich die Achsen der Wasserpflanzen vorzüglich mit dem Mikrotom schneiden, da kein Holz stört. Die ungewöhnliche Größe der Siebröhren, ihre Lagebeziehung zueinander, läßt es unschwer zu, in jedem Schnitte dieselbe Siebröhre wiederzufinden.

Die Siebteile (Fig. 35) sind ziemlich regelmäßig auf dem Querschnitt angeordnet, und heben sich scharf heraus aus dem interzellularenreichen Gewebe. Die sehr weiten Siebröhren sind umgeben von einer Lage schmaler Geleitzellen mit wenigen dazwischenliegenden kleinlumigen Parenchymzellen.

Fig. 36. Victoria regia. Junge Siebröhre mit Kern. Kern stark korrodiert. (Fixiert mit Sublimat-Eisessig. Gez. mit Zeichenapparat. Obj. E und Ok. 4.)

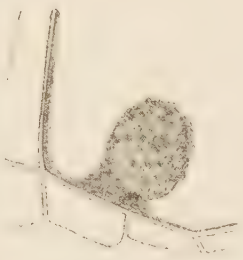

Fig. 37. Victoria regia. Alte Siebröhre mit Kern. (Fixiert mit Flemming. Gez. mit Zeichenapparat. Obj. E und Ok. 4.)

Auch von Victoria regia wurden junge und alte Achsen untersucht. Fixiert wurde teils mit Flemming, teils mit Sublimat-Eisessig; die mit Sublimat-Eisessig fixierten Objekte wurden dann mit Methylengrün gefärbt; die mit Flemming fixierten mit Hämatoxylin. Hier ergab sich, daß der Ausfall der Fixage bzw. die chemische Zusammensetzung des benutzten Fixiermittels besonders wichtig ist für die Beurteilung der Morphe des Kernes. Die mit Sublimat-Eisessig fixierten jungen Achsen wiesen in den Siebröhren Kerne auf, die wie angedaut aussahen, korrodierten Stärkekörnern nicht unähnlich (Fig. 36). Junge Achsen gleichen Alters, mit Flemming fixiert, wiesen normale Kerne in ihren Siebröhren auf, exakter ausgedrückt, ergaben die üblichen Kernbilder (Taf. I, Fig. 8). Beachtenswert ist auch wieder der große Nukleolus. Bei den alten Achsen waren auch bei den mit Flemming fixierten die Kerne in den Siebröhren korrodiert (Fig. 37). Daß es sich aber nicht

um etwa in Auflösung befindliche Kerne handelt, geht aus dem Verhalten der Parenchymzellkerne und Geleitzellkerne hervor. Auch die Kerne der Geleitzellen und besonders deutlich die Kerne der subepidermalen Parenchymzellen zeigten gegenüber der Fixierlösung genau das gleiche Verhalten wie die Kerne der Siebröhren. — Bei den ganz alten Siebröhren in ausgewachsenen Blattstielen der Victoria regia (Ende August abgeschnitten), die eine Länge von 3000 μ und mehr erreichen können, mußten bei 10 μ Schnittdicke 300 Schnitte durchmustert werden — im ungünstigsten Falle sogar 600, wie schon erwähnt — um dann in einem Schnitte den Kern zu finden. In allen Fällen, bei jungen sowohl wie bei alten Siebröhren fand sich der Kern nie auf der Querwand, sondern zumeist, wie auch bei den anderen untersuchten Pflanzen, im oberen oder unteren Drittel der Zelle. Vom Kern gehen oft Protoplasmafäden oder auch Brücken nach der Wand zu, vielfach abgerissen durch Fixation. E. Schmidt (l. c.), der gerade bei Victoria regia das Auflösen des Kernes beobachtet haben will, hat vielleicht ähnliche durch Fixage oder sonstige chemische Einflüsse „korrodierte“ Kerne, wie sie eben geschildert wurden, vor sich gehabt.

Das klassische Untersuchungsobjekt für Siebröhren ist Cucurbita Pepo. Für den Kernnachweis ist diese Pflanze aber gerade die ungeeignetste, weil der Inhalt bekanntermaßen äußerst leicht schrumpft, zu dicken Klumpen sich zusammenballt, so daß an eine Untersuchung des Inhaltes eigentlich nicht zu denken ist. Die verschiedenen Versuche, die gemacht worden sind, den Inhalt der Siebröhren so zu fixieren, daß man eine Anschauung gewinnen kann über seine normale Anordnung, sind sämtlich nicht gelungen. Auch die Fischersche Abkochungsmethode, die den Inhalt zum Koagulieren bringt, ist für die Kernuntersuchung wenig geeignet. Etwas bessere Resultate erzielte ich mit der schon eingangs kurz erwähnten Fixierung am Stamm nach Entfernen der epidermalen Schichten (Epidermis, Collenchym, Sklerenchym). Man geht zu dem Zwecke so vor, daß man eine beiderseits offene Glasröhre über einen Cucurbitatrieb schiebt. Die vorsichtig gerollten Blätter lassen sich bei einiger Geduld ganz gut durch die Röhre bringen. Man wählt eine Stelle zur Bedeckung mit der Röhre, die möglichst tief unten an der Cucurbitaranke liegt, damit man mit Sicherheit alte aktive Siebröhren bekommt. Die Achse hatte an der von mir gewählten Stelle einen Durchmesser von $1^1/_2$ cm. Die Abdichtung der unteren Röhrenöffnung geschieht mittels zweier halber Korkstücke, die mit Wollfett verstrichen wurden. Es wurde auf diese Weise ein Achsenstück von 4 cm Länge mit starkem Flemming

48 Stunden lang behandelt, und dann unter der Flüssigkeit abgeschnitten Es sei nebenbei bemerkt, daß oft die sich oberhalb der fixierten Stelle. befindlichen Blätter an einer etwa 1 m messenden Achse keinerlei Anzeichen aufwiesen, die auf eine Störung der basalen Achsenpartie durch die Fixierflüssigkeit hätten schließen lassen. Eine Röhre mit Flemmingscher Lösung befand sich 10 Tage am Stamm, ohne daß die darüberliegende Achse mit fünfzehn großen Blättern irgendeine Beschädigung aufwies, im Gegenteil, der Trieb wuchs weiter.

Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln war auch in diesem Falle der Inhalt geschrumpft, aber immerhin war eine sehr gute Kern- und Plasmafixage erreicht.

Es gelang jetzt, den Kern in den Siebröhren von Cucurbita nachzuweisen durch starke Überfärbung mit Methylviolett und Safranin bei nachfolgender ausgiebiger Differenzierung mit Nelkenöl-Orange, wie anfangs bei der Besprechung der Färbemethodik im einzelnen angegeben wurde. Es färbt sich auf diese Weite nämlich der Nukleolus so intensiv, daß er an entsprechend günstigen Schnitten geradezu aus den kontrahierten Schleimmassen herausleuchtet. Bei der Durchmusterung der Schnittserien fiel immer wieder die außerordentliche Größe des Nukleolus auf. Da in den meisten Bildern von dem Kernumriß nichts zu sehen war, sondern immer nur der Nukleolus, erkenntlich an seiner Form und stets gleichbleibenden färberischen Verhalten, verglichen mit den Nukleolis nebenliegender Parenchymzellen, sich aus den Schleimmassen heraushob, so lag ja der Gedanke nahe, es wäre dieses Gebilde vielleicht doch gar kein Nukleolus, trotz seiner Morphe und dem gleichen färberischen Verhalten wie andere Nukleolen, insonderheit auch wegen seiner frappanten Größe. Obgleich also dieser Körper ganz den Nukleolen der danebenliegenden Geleitzellen und Siebparenchymzellen glich, wurde doch noch folgender exakterer Nachweis erbracht von der nukleolaren Natur des fraglichen Gebildes: In der üblichen Weise mit drei Farben gefärbte Schnitte wurden in Kanadabalsam eingebettet, die für Nukleolen gehaltenen Gebilde in den Siebröhren aufgesucht und besonders günstige Objekte mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Durch Ringelung des Objektträgers wurde die gezeichnete Stelle markiert. Dann wurde der Kanadabalsam des Deckglases mittels Xylol vom Objektträger entfernt, der Objektträger noch einige Zeit in der Cuvette mit Xylol belassen, damit der Kanadabalsam gut entfernt wurde, und durch Alkoholstufen in Wasser überführt. Darauf wurden die Schnitte 48 Stunden der Einwirkung von Trypsin unterworfen bei 25° C. Die so behandelten Schnitte wurden nach Auswaschen mit Wasser genau so behandelt wie

vorher, also gefärbt mit drei Farben, bedeckt mit Deckglas und Kanadabalsam, und die mit dem Zeichenapparat aufgenommenen Stellen gesucht. Die als Nukleolen angesprochenen Gebilde waren verschwunden, Reste hatten sich schwach gefärbt. Der Schleim war auch angedaut, aber nicht gelöst. Einmal gelang es hierbei, auch den Kernumriß des schwach gefärbten Kernes freizulegen bei fortdauernder Beobachtung eines in Trypsin liegenden Schnittes in einer feuchten Kammer.

Die Nukleolen haben nach Zacharias (l. c. 263) die Eigenschaft, in proteolytischen Fermenten bis auf minimale Reste gelöst zu werden, während der Kern gar nicht oder doch nur sehr wenig angegriffen wird. Da nun die fraglichen Gebilde in den Siebröhren sich, wie wir sahen, in Trypsin lösen, so können wir jetzt mit Sicherheit behaupten, daß die schon morphologisch und färberisch als Nukleolen sich kennzeichnenden Gebilde tatsächlich Nukleoli sind.

Zacharias weist übrigens auch auf die Größe der Nukleoli in werdenden Siebröhrenzellen hin: „Durch große Nukleolen zeichnen sich bei Cucurbita Pepo die Zellen des Bastes aus, die zu Siebröhrengliedern werden" (1885, 272). Aber er gibt später in seiner Arbeit über die Siebröhrenkerne (1895, 223) an, daß die Nukleoli in den Siebröhren kleiner werden sollen: „Die Abnahme der Nukleolarmasse in den Siebröhrenkernen scheint sehr rasch in dem Stadium der Siebröhrenentwicklung stattzufinden, welches dem Stadium mit isoliert im Wandbelag auftretenden Schleimtropfen des jungen Siebröhrengliedes nachfolgt." Und weiter: „Die Abnahme der Nukleolarmassen in einem bestimmten Stadium der Siebröhrenausbildung ist an einem Vergleich der Fig. 17 und 17a deutlich zu sehen. Die Figuren stellen Kerne benachbarter Siebröhren in Alkohol liegend dar. Der Kern Fig. 17 lag in einem Siebröhrengliede, welches noch keine Schleimtropfen enthielt, während der Kern 17a aus einer im Übergang vom Schleimtropfenstadium zum Stadium vollständiger Ausbildung begriffener Siebröhre stammte."

Diese Kerne zeigen nach den Bildern von Zacharias eine Verkleinerung des Nukleolus. In Fig. 23, 24 und 25 gibt Zacharias Kerne wieder mit zartem Gerüst. „Aus einem älteren Siebröhrengliede mit deutlicher Siebplatte" (23, 24) und „aus einem Siebröhrengliede mit anscheinend vollständig entwickelter Siebplatte" (25). Die Kerne sind sämtlich mit sehr kleinen Nukleolis versehen.

Meine eigenen Befunde stehen damit im Gegensatz. Ich habe nur ganz selten in Siebröhren verschiedener Entwicklungsstadien Kerne gesehen, die genau der Abb. 23 von Zacharias entsprechen, in dem was Größe der Nukleolen im Verhältnis zu der Größe der Kerne be-

trifft. Zu dieser seiner Abb. (23) bemerkt Zacharias (l. c. 223): „Der Kern lag in einem älteren Siebröhrengliede mit deutlicher Siebplatte." Ich gebe nun hier zwei aufeinanderfolgende Bilder aus ein und derselben Siebröhre wieder. In Tafelfig. 9 ist der Kern wiedergegeben mit relativ kleinem Nukleolus und kaum sichtbarem schwachem Gerüst. Fig. 28 bringt einen Teil der dazugehörigen Querwand zur Wiedergabe, die schon durchbrochene Schließhäute hat. Dieses Bild aus einer jüngeren Siebröhre stimmt also mit dem Zachariasschen Bilde (Taf. I, Fig. 10) sehr gut überein, unterscheidet sich aber im wesentlichen von den Befunden Zacharias insofern, als die dazugehörige Querwand beträchtlich weiter fortentwickelt ist[1]); mit fortschreitender Entwicklung der Querwand sollte ja das Verschwinden des Kernes konform vor sich gehen.

Die „Gerüstmasse" der Kerne soll nun nach Zacharias mit wachsendem Alter der Siebröhre abnehmen. Dafür hat er obige Kernbilder angeführt. Meine ähnlichen Bilder, die ich gefunden habe, stammen allerdings aus entwickelten Siebröhren, sind aber Ausnahmen gegenüber der Menge meiner anderen Bilder, die ich erhalten habe. Andererseits sind in Tafelfig. 11, 12 Kerne wiedergegeben, einmal mit ganz zartem „Gerüst" (Tafelfig. 11) aus einer jungen Siebröhre mit großem Nukleolus, dann aber aus einer älteren Siebröhre ein Kern mit dichtem „Gerüst" und verhältnismäßig kleinem Nukleolus (Tafelfig. 12). Hieraus geht hervor, wie relativ die Beurteilung des Kernzustandes nach der Masse seines Gerüstes ist. Gerade die Kerne aus späteren Entwicklungsstadien der Siebröhre habe ich an Hunderten von Präparaten studiert, stets fand ich einen ansehnlichen Nukleolus als Regel, meist in Schleim gebettet, so daß der Kern selbst, viel weniger stark tingierbar als dieser, von dem intensiv gefärbten Schleim verdeckt wurde. Des öfteren konnte ich aber auch den Kern scharf sehen, wie in den Bildern wiedergegeben (Taf. I, Fig. 13, 14, 15, 16). Diejenigen alten Siebröhren, die ich bei Cucurbita fand, anscheinend ohne Kern, waren ohne Zweifel solche, die außer Funktion gesetzt, im Absterben begriffen waren, sie liegen stets in der äußersten Reihe des bogenförmigen Siebteiles, also am weitesten entfernt von der kambialen Zone. Ihr Inhalt, fixiert, bestand aus sich sehr intensiv und gleichmäßig färbenden, wie verhornt aussehenden Massen, Protoplasma schien

1) Bei Zacharias ist nicht recht ersichtlich, was er unter „einem Siebröhrengliede mit deutlicher Siebplatte" versteht. (Seine Figurenerklärung zu Abb. 23.) Daß er eine Querwand mit durchbrochenen Schließhäuten nicht gemeint haben kann, geht hervor aus seiner Bemerkung (224), daß „wo sich Perforationen mit Sicherheit beobachten ließen, kein Kern gefunden wurde".

hier und da noch vorhanden, die Querwände waren kallös, aber auch vielfach vollkommen frei von Kallose. Eine eigenartige Tatsache übrigens, die ich des öfteren konstatieren konnte und die ich besonders auffallend an zwei nebeneinanderliegenden gleichaltrigen Querwänden von Trapa natans (vgl. Fig. 38) fand. Welche Ursachen dieses wechselnde Verhalten in bezug auf die Kalloseablagerung hat, ist nicht zu sagen.

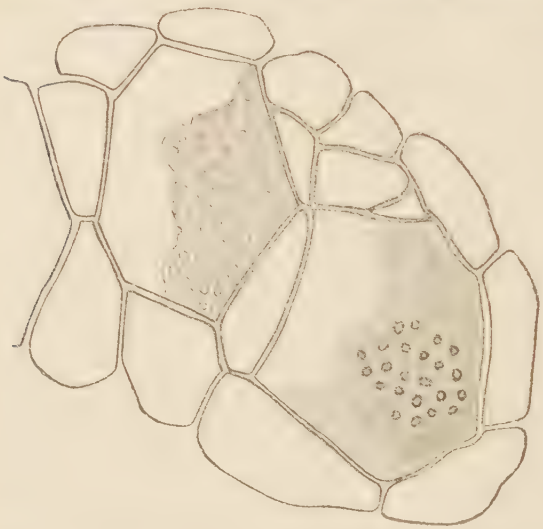

Fig. 38. Trapa natans. Zwei nebeneinander liegende gleichaltrige Siebröhren, die eine kallös. (Lebendes Material. Anilinblau-Glyzerin. Gez. mit Zeichenapparat. Obj. E und Ok. 4.)

Das Ergebnis dieser Untersuchung ist: Die in Funktion befindliche Siebröhre der untersuchten Pflanzen ist eine normale Zelle, insofern als sie aus Protoplasma und Zellkern besteht.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Ernst Willy Schmidt, am 14. April 1885 zu Hannover, als Sohn des Wagenfabrikanten Wilhelm Schmidt. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und lutherisch. Ich besuchte die Leibnizschule (Reformrealgymnasium) zu Hannover bis Untersekunda und erwarb den Berechtigungsschein zum einjährig-freiwilligen Dienst vor der Militärprüfungskommission in Berlin. Von 1905 bis 1906 studierte ich in Göttingen Chemie, von 1906 bis 1908 Naturwissenschaften in Berlin, von 1908 bis 1909 in Jena, 1909 war ich als Assistent an der Abteilung für Pflanzenkrankheiten am Kaiser-Wilhelm-Institut zu Bromberg tätig und von 1910 an war ich I. Assistent am botanischen Institut zu Marburg und fertigte gleichzeitig die vorliegende Arbeit an.

Nach bestandenem Rigorosum blieb ich als Assistent im botanischen Institut noch weitere zwei Semester tätig, um dann gegen Ende 1914 im Auftrage des Reichs-Kolonialamtes als Botaniker nach Kamerun zu gehen. Der Krieg verhinderte die Ausreise, ich trat als Kriegsfreiwilliger ein und stehe zur Zeit als Leutnant d. Res. eines Feldartillerie-Regiments im Felde.

Meinen akademischen Lehrern, insbesondere Herrn Geheimrat Meyer, spreche ich meinen besten Dank aus.

ANTON KÄMPFE,
Buchdruckerei, JENA.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.